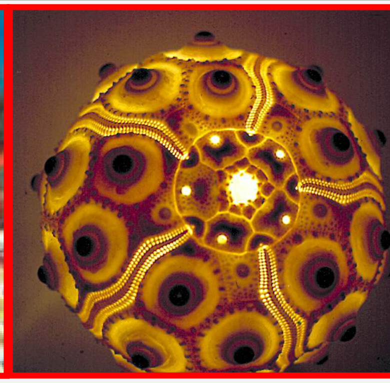
"מוזר הוא שמם האמצעי"

קווצי - העור

Echinoderms - Strange is their middle name

* קיפודי-ים　　　* כוכבי-ים
* חבצלות-ים　　　* נחשוני-ים
* מלפפוני-ים

יעקב דפני - 2011

מסמך זה איננו פרסום מדעי, אף שהוא מבוסס על שורת פרסומים המופיעה ברשימת המקורות שבסופו. הוא מופץ על בסיס אישי רק לתלמידים ומתעניינים בנושא. להסברים נוספים והערות אנא פנו אל jdafni@gmail.com

יצא בהוצאת "יעלה" – רק לפרסום אינטרנטי

תוכן עניינים

הקדמה אישית

ההתחלה

אהבה גדולה לא הייתה כאן. פגשתי אותם לראשונה בהיותי כמעט נער, חבר בקיבוץ צעיר בגליל העליון. באתי לאילת עם חבר, ויומיים היטלטלנו ב"טרמפים", דרך הר הנגב ומצפה רמון, שהייתה אז מחנה עבודה של מע"צ, בכביש ההולך ונסלל. את היום השני למסענו עשינו במשאית ענק מסוג "טיטאניק" כשאנו דחוסים בכסא שליד הנהג, עדים לקללות הנהג על כל קפיצה בדרך העפר שהוליכה לאילת. הגענו לאילת עם לילה ללא ירח והאורות הבודדים שהצטרפו למיליון הכוכבים בשמיים היו אורות שבאו מהחוף שממול, מעקבה, והספינות המעטות שעגנו במפרצה. נרדמנו במהירות, עייפים עד מוות מתלאות הדרך, לצד גדר הקנטינה של "שקם" כמעט המבנה היחיד שהיה אז על החוף. בניין דו-קומתי, לימים "מלון אילת", הלך ונבנה על החוף הצפוני, הריק מאדם.

בבוקר העירה אותנו שמש מסנוורת. מולנו ראינו כברת ים שקט וכחול, בלא קמט של גל המעיב על חלקת המים. עוד בטרם הלכנו לתור אחרי מזון כלשהו או מקור מים, קפצתי אל תוך המים הכחולים אך בתוך שתי דקות כבר הייתי בחוץ, מנסה לשלוף קוצים שחורים שננעצו על כף רגלי היחפה.זו הייתה היכרותי הראשונה עם קיפוד-הים שחור הקוצים, הידוע כיום **כניזרית ארוכת-הקוצים – (*Diadema*)**. למזלי היו הקוצים מעטים ואף שלא הצלחתי לשלפם, אלא לשבור אותם בתוך כף הרגל, מעטו הכאבים ולא העיבו ביותר על משך שהותנו באילת. את האלמוגים, לעומת זאת, למדתי להכיר בביקורי השני, שש שנים מאוחר יותר, שהיה כבר למטרות מעשיות יותר.

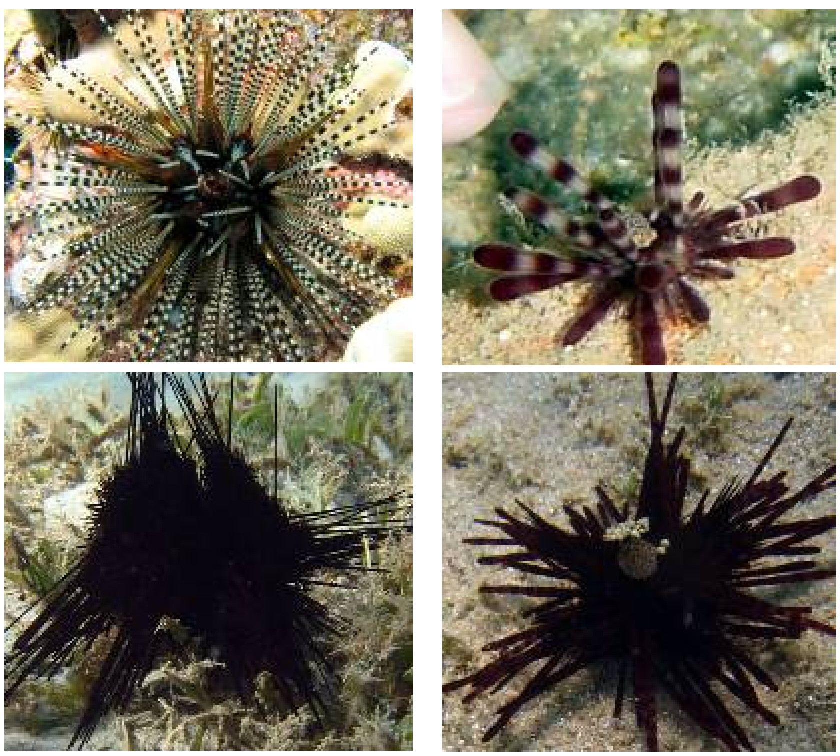
כרבים רבים מבני נוער באותם ימים עברתי גם אנוכי את המסלול של תנועת הנוער, הנח"ל וה"הגשמה" בקיבוץ. כמרבית בני דורי החלטתי לנטוש את דרך החיים הקיבוצית ולמצוא את דרכי בעצמי בארץ ההולכת ומתפתחת. אהבת הטבע שכבר דבקה בי, וקריאת החברה להגנת הטבע, גוף קטנטן עם שם ארוך, שעימו יומרה לשנות מהיסוד את הסיסמה "נלבישך שלמת בטון ומלט" ולעצור את הרס הנוף שהתלווה לפיתוח הנמרץ שהביאה הקמת המדינה והאתגר של קליטת מיליוני עולים, הניעה אותי להתגייס לשורותיה. הוצע לי לרדת לאילת כדי לעצור את הרס ושוד האלמוגים שהיה אז בשיאו. החברה, עמותה התנדבותית שמספר חבריה לא עלה על כמה מאות, ב"חוצפה ישראלית" החליטה להשתלט על קטע מחוף אילת, שהיה אז פרוץ לכל רוח, ולהפכו לשמורת טבע. לימים התברר לי כי שמורה זו היא שמורת הטבע הימית הראשונה בעולם. המשימה לשמור על השמורה הייתה אתגר אמיתי. לא חוק, ולא תקנות הגנו על החי בים, אלא נחישות של קומץ מדריכי החברה, שהתפרנסו מהדרכת טיולים אך את שעותיהם "הפנויות" בילו על חוף הים, כשהם מסבירים לכל דכפין את חשיבות שמירת האלמוגים. מולם התייצבו עשרות "אילתים" שהתפרנסו מקטיף האלמוגים מהים, ייבושם ומכירתם למטיילים, שלא העזו לשוב הביתה מבלי להביא עימם לפחות אלמוג אחד כמזכרת כדי להציגו על הרדיו.

כאן מצאתי את קיפודי-הים השחורים עזר נאמן. מעטים היו המטיילים שהעזו להיכנס למים לקטוף אלמוגים בעצמם מאימת עשרות הקיפודים המצטופפים במים הרדודים שקל להבחין בהם מעל לפני המים,. את ה"מקצוענים" לא הרתיעו הקיפודים ולהם נדרשו איומים מסוג אחר. עוד פעם אחת בהמשך נעזרתי בקיפודים כדי להדוף פגיעה בטבע: בשנות השבעים, כשכבר נתפסה רוב חלקת החול בחוף הצפוני על ידי בתי המלון והמיזמים המלווים אותם, יזם משרד התיירות רעיון עוועים, להרחיב את שטחי החול בחוף, על ידי בניית חומת אבנים בים מדורגת, במרחק 1-2 מטרים מהחוף, שתשמש לירידה נוחה למים, ואת חלקה הפונה ליבשה למלא בחול. נציג משרד התיירות המקומי פנה לייעוץ של יודעי ים למיניהם. הטענה שהסערות הדרומיות יפילו את חומת האבנים, וגם אם תעמוד מולן, החול יישטף בגלים, לא שכנעה אותם. הקלף המנצח שבו שכנענו אותם היה שעל המדרגות יתבססו קיפודי ים והיורדים בהם ייחשפו לסכנת דקירה, והפרויקט נגנז.

כאמור, קיפודי ים מהווים מפגע של ממש למי שנכנס לים ברגל יחפה. מלבד הניזרית השחורה, שפגיעתה רעה, גם ה**לובניה**, שנזכירה להלן כמין קיפוד-ים אירגולרי בעל קוצים דוקרניים, החיה מתחת לפני החול, ומגלים אותה בעיקר באמצעות הדקירה המכאיבה בכף הרגל היחפה. אך המין "המרושע" מכולם הוא ה**שחורן שונה-קוצים** (*Echinothrix calamaris*). ממנו הסכנה היא בעיקר מהקוצים הדקיקים המציצים מבעד ליער הקוצים העבים, שאינם חדים כלל. כאשר השחורן חש בסכנה, הוא מזקיף את קוציו העבים, ופוער לרווחה את מצבור הקוצים הדקיקים. צבעו החום-כהה-שחור אופייני לפרטים בוגרים. לפרטים צעירים קוצים מפוספסים בסגול-לבן.

מעניין: צבעו של השחורן שונה הקוצים באוקיינוס השקט (חופי הוואי למשל) הוא מפוספס ושמו **Banded urchin**. כמיני קיפודי אחרים שנזכיר, בים סוף, בשל תנאים שהשתנו במהלך הדורות, התפתחו זני קיפודי ים בעלי תכונות שונות מאלה שנכנסו אליו מהאוקיינוס.

לימים למדתי להתמודד עם הניזריות, ולהישמר מפני השחורן שונה הקוצים והלובניה. למדתי להרים אותם על ידי אחיזה בקצה קוץ אחד, גדול יחסית, ומשיכת הקיפוד כלפי מעלה, ובו בזמן להציב את כף ידי מתחתיו, ורק אז להרפות ולהניח לו לצנוח במים (כך עושה אגב, הדג **אחינצרן**, הטורף העיקרי של הניזריות, המנצל זאת כדי להתקיף את הצד התחתי, הפחות מוגן). הניזרית הייתה יורדת ומתיישבת על כף ידי בלי להזיק כהוא זה, למחיאות הכפיים של הצופים. למדתי גם לעבור מעל ליער הקוצים שהתמקמו על פני משטח השונית, סנטימטרים ספורים מהקוצים השבירים, לא תמיד בהצלחה מלאה (לא ערב אחד ביליתי כשכף רגלי טובלת באמבט פושר, כדי להקל על הכאב של עקיצתם). למדתי גם שמלבד שניים או שלושה מיני קיפודי ים "רעים" - שהוציאו לכל הקבוצה שם רע, יש קיפודי ים שאינם דוקרים, והם בסך הכול שוחרי שלום ומעניינים. הטוב שב"טובים" הוא ה**קטיפן** (*Tripneustes*), קיפוד-ים גדול יחסית, שקוציו קהים ואת משטח גבו עוטרים קוצים זעירים נושאי צבתות (קוצבתים, שנרחיב עליהם את הדיבור בהמשך), וכמו שתיווכחו להלן, הוא הגיבור האמיתי של ספרנו זה.



איור 1 (למעלה משמאל): **שחורן שונה-קוצים** אוקייני במופע מפוספס. השחורן הים-סופי (למטה) הוא כהה אחיד, אך הצעירים (מימין) מראים מופע מפוספס הנעלם מאוחר יותר.

(למטה מימין – שחורן פרוש קוצים כשהוא בתנועה. לעומתו, בעת סכנה הוא מזקיף את קוציו העבים וחושף את קוציו הדקיקים שהם ארסיים מאד. מופע איום מובהק.

ההמשך

היה זה עשרים שנה מאוחר יותר, בסוף שנות השבעים. בינתיים כבר סיימתי את עבודתי כמדריך בחברה להגנת הטבע, אך נשארתי "מורעל", מודבק בחיידק של אהבת הים ושמירת הטבע שהביא אותי ללמוד זואולוגיה ימית באוניברסיטת תל אביב. את עבודת השדה שנדרשה לצורך קבלת התואר "מוסמך למדעים" עשיתי באילת על השפעת זיהום הים על מגוון המינים של חסרי חוליות (חסרי חוליות הוא שם קיבוצי ליצורים קטנים שחסרים שלד חוליתני, כמו סרטנים, קווצי עור, רכיכות, אלמוגים וכו'. חולייתנים הם הדגים, הדו-חיים, הזוחלים, העופות והיונקים). כצפוי, מסתבר שזיהום הים ככלל, ממית או מונע מבעלי חיים רבים לשרוד בסביבה. הייתי אז תלמיד מחקר במכון לביולוגיה ימית ע"ש ה. שטייניץ והאוניברסיטה העברית בירושלים בשלבים ראשונים לקראת הדוקטורט, וחיפשתי נושא ראוי למחקר, כנדרש מכל תלמיד לתואר זה. ניסיתי כמה נושאים אחרים שלא השביעו את רצוני, והתלבטתי מאד.

באחד הימים פגשתי את ידידי, יחיעם ש' והכריז: "אם תרצה לראות משהו שיהמם אותך, סור לחוף חברת חשמל "

המקום לא היה זר לי. החוף שמול תחנת הכוח של חברת חשמל, המשולבת במתקן התפלה, אחת התחנות במחקרי הקודם והמוכר לי כאתר התת-ימי הכי מזוהם באילת. כיום מכונה החוף "חוף הדקל". בימי החורף די אהבתי להשתכשך במים החמימים – 30 מעלות ויותר - שיצאו מפתח צינור מים שפלט לים את מי הקירור של תחנת הכוח. אך התברר לי שהמים החמים, בניגוד למצופה, לא עלו כלפי מעלה אלא דווקא שקעו לקרקע הים, ויכולתי לעקוב אחריהם בצלילה עד לעומק 12 מ', הן בזכות עכירות שהייתה בהם והן בטמפרטורה שלהם שהייתה עד לעומק זה גבוהה מזו של מי הים בחורף (20 מעלות צלסיוס). הסוד היה בהרכב הכימי של המים. היו אלה מי תמלחת, שארית מי הקירור, אחרי שהופקו מהם מים שפירים לשתייה. מליחותם המים הגיעה ל-4.6% לעומת 4.1% של מי מפרץ אילת הרגילים, והם הכילו ריכוזים גבוהים מהרגיל של נחושת וברזל. כתוצאה מכך, המים האלה היו כבדים ושקעו אל מתחת למים הקרים, למרות הנטייה של מים חמים לצוף מעלה. המים החמימים הדלים בחמצן גרמו לתמותת האלמוגים בסלע אלמוגים גדול שהיה בעומק 4 מ' ואת מקומם של האלמוגים, הסרטנים והרכיכות שגדלים בתנאים רגילים, מילאו תולעים מקבוצת הנמטודות, הידועות כקשוחות ועמידות לתנאי זיהום, שמספרם הגיע לכ- 90% מכלל הפרטים בדגימות שלקחתי במקום, מה שהסביר את מגוון המינים הנמוך באופן מובהק שהיה שם.

הממצא שהתכוון אליו ידידי היו קטיפנים מעוותים, בצורות מפלצתיות, ובכמויות גדולות. כמובן שממצא זה עודד אותי לחקור לסיבת העיוותים, בהיקפה שכמותו לא דווח מעולם בספרות המדעית. עוד אני חוכך בדעתי כיצד לנהוג בעיוותים אלה, נמצא מוקד נוסף של עיוותי שלד המוניים אך מסוג שונה, והפעם בחוף הלגונה המערבית בחוף הצפוני של אילת, בסמוך למלון "קיסר". גם הפעם המעוותים היו בני הסוג קטיפן, אך בניגוד לראשונים שצמחו לגובה, כאן נצפתה שקיעת החלק העליון של השלד ויצירת שקע עמוק בצד הזה (**איור 39,** להלן). כדי להבדיל בין שני סוגי העיוותים, הגדרתי את העיוות שנתגלה בחוף חברת החשמל כ**עיוות א'** ואת העיוות שנמצא בלגונה בחוף הצפוני **עיוות ב'**

(לפרטים ומידע על תופעות העיוותים ותובנות שזכיתי בגינו, ראו בחלק השני – עמ' 48 ואילך)

לא הופתעתי מהעובדה שהעיוותים הופיעו בחופים מזוהמים. הקשר בין עיוות בהיקף המוני (70% ממספר הפרטים באוכלוסיה) לבין תופעות הזיהום בחוף "חברת החשמל" והלגונה המערבית לא נראה מקרי כלל וכלל. הקשר אל הגורם הסביבתי נראה הולם וסביר.

אך מעבר למחקר הסביבתי, ממצאים האלה עודדו אותי לחקור את המנגנון של בניית השלד בקיפודי ים, וכאן הוחלט על נושא המחקר שלי, ששמו **"הגדילה והשקעת הגיר בשלד קיפוד-הים קטיפן קצר קוצים"**

חלק ראשון – סקירה כללית על קווצי עור וקיפודי-ים בפרט

1."מוזר הוא שמם האמצעי"

אפילו שמם העברי של יצורים אלה - קווצי-עור - מרמז על היותם מוזרים. קיבצו כאן כמה אלפי יצורים, השונים לעתים זה מזה במידה קיצונית, לקבוצה שהמאפיין - האמור להיות משותף לכולם - ומופיע בשמם, הוא...קוציהם. בהמשך ניווכח כי אכן ייחודיים הם, והקירבה ביניהם אינה מקרית. נמנים עליהם קיפודי-הים, כוכבי-הים, חבצלות-הים, נחשוני-הים ומלפפוני-הים. בשמותיהם העבריים מקופלת בעצם התכונה המשותפת לכולם בעליל והיא - היותם חיים בים. שלא כסרטנים או רכיכות, אף אחד מבין אלפי מיני קווצי-העור לא עבר להשתכן במקווי מים מתוקים, באגמים ובנהרות, או טיפס אל היבשה.

לא במקרה נעדרים כמעט יצורי-ים ממקורותינו. לו שכנה ירושלים לחופו של ים, היינו בודאי מוצאים את המשפט הבא בספר משלי, פרי עטו של החכם באדם: "שלושה המה הרעים בין שוכני הים, וארבעה לא יינקו משנאת האדם - הכריש הטורפני, המדוזה הצורבנית, התמנון רב-הזרועות וקיפודי-הים הדוקרניים ...".

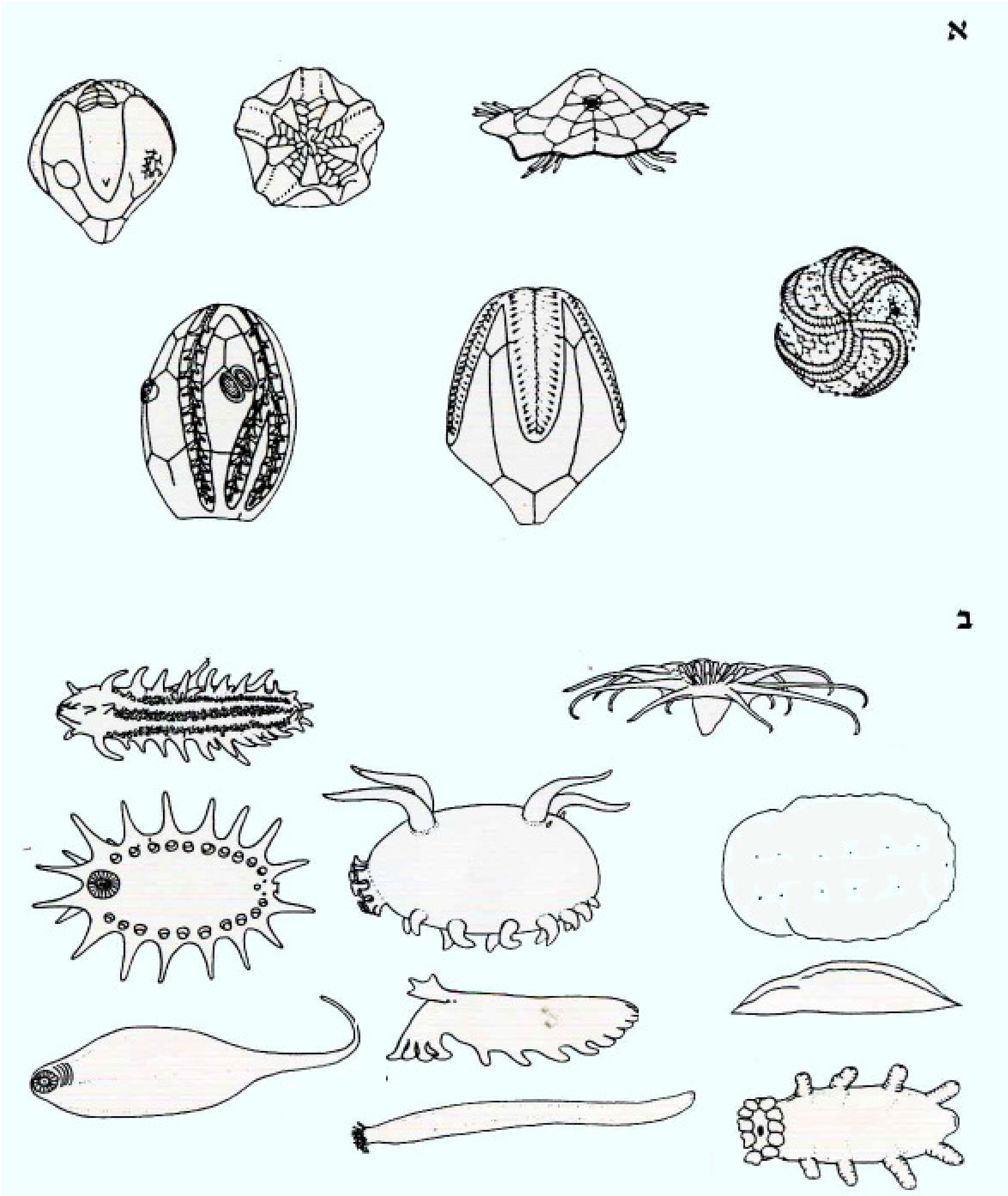
אך כאמור, אף לא אחד מהיצורים הללו היה ידוע לאבותינו. ואם נזכרו שם יצורי-ים, היה זה כדי להזהירנו ממאכלם, או להזכירנו חוויה לא-נעימה שחווה אחד מאבותינו (היזכרו נא בסיפורו המפחיד של יונה, שבלעו דג ענק, ספק כריש ספק לוויתן, החזיקו במעיו שלושה ימים נוראים, בטרם הקיאו אל חוף נינווה). אלה גם אלה יעידו על פחדיו הקמאיים של העברי הקדמון - שהיה מן הסתם "עכבר-יבשה" - מפני הים ושוכניו. לעומתם, היטיבו עַמֵי הים התיכון האחרים להכיר את יצורי הים ולהתייחס אליהם לא רק במורשתם, אלא גם באמנותם, קדמוני יוון ומצרים השתמשו בדמויותיהם לעיטור מקדשיהם, ולמדו את אורחות חייהם; הפלשתים והפניקים ניזונו מהם, ולמדו להפיק מהם חומרי-גלם לתעשיות הבּוּץ והארגמן, ששגשגו בחופים המיושבים על ידם.

להבדיל מהכרישים והתמנונים, שהספרות העממית והמדעית נהנות לשוב ולחזור אליהם תכופות, ולתאר בהרחבה את מוזרותם ומעלליהם, אין הספרות העממית דנה בקיפודי-הים ובקרוביהם מבין קווצי-העור. למרות "קשר השתיקה" הקדום, כל יורד-ים, או אולי מוטב לומר כל "הולך לים", יודע עליהם די כדי לחוש תחושה מעורבת של פחד וסלידה. לפעמים נדמה שפשוט...אוהבים לשנוא אותם.

במאמרנו זה נדון בקיפודי-הים ומקורביהם מתוך כוונה ללמד עליהם סניגוריה, שהרי בצד הנזק השולי שהם גורמים - והרי אינם טורפים או ממיתים בנו - יש לנציגי קבוצה קדמונית זו די תכונות חיוביות לאזן את עוולותיהם. ככל שהדבר נוגע לכותב טורים אלו, שהקדיש כמה שנות חיים למחקר יצורים מופלאים אלה, כל שהוא מבקש הוא כי יורשה לו לשמש מליץ יושר לקבוצת בעלי-חיים אשר, כמאמר האמריקנים *" strange is their middle name"* (**איור 2**). מי שיקרא כתב זה עד סופו, אולי לא יהפוך את ליבו לאהבה אותם, אך מובטח לו שלפחות לא יחטא בשנאת חינם...

אין רשימה זו מתיימרת להחליף את ספר הלימוד. לכל היותר ראו בה מעין סיכום אישי של חקירה בנושא שבעיניי הוא מרתק מאין כמותו, מתוך כוונה לחלוק עם הקורא את החוויה האסתטית שמעוררים יצורים אלה, שלמרות הפשטות-שלכאורה בצורותיהם ואורח חייהם, נדרש אתגר אינטלקטואלי כדי להבין "מה מריץ אותם".

כבר רמזנו, שאם קיימת תכונה כלשהי המאחדת יצורים שהאחד נראה כמו מלפפון, השני כפרח על גבעול, ושלישי שהוא מעין כוכב שביט, היא היותם **שונים במידה מובהקת** מכל היצורים האחרים שוכני הים. הזואולוגית האמריקנית, בת למהגרים יהודים מאירופה, ליבּי הנרייאטה *היימן*, שהקדישה כ-50 משנות חייה למחקר חסרי-חוליות ימיים, מסכמת את סיפורה הדן בקווצי-העור (Hyman, 1955), במשפט: **"לא נותר לי אלא להסיר כובעי בפני קבוצת יצורים אלה, שכאילו נבראה במיוחד כדי לבלבל ולייגע את החוקרים..."**



איור 2. קווצי-עור מוזרים.

(א) קווצי-עור שנכחדו בעידן הפאליאוזואי, משמאל לימין: בלסטואיד, אדריואסטרואיד ואופיוציסטואיד (מקורות שונים);

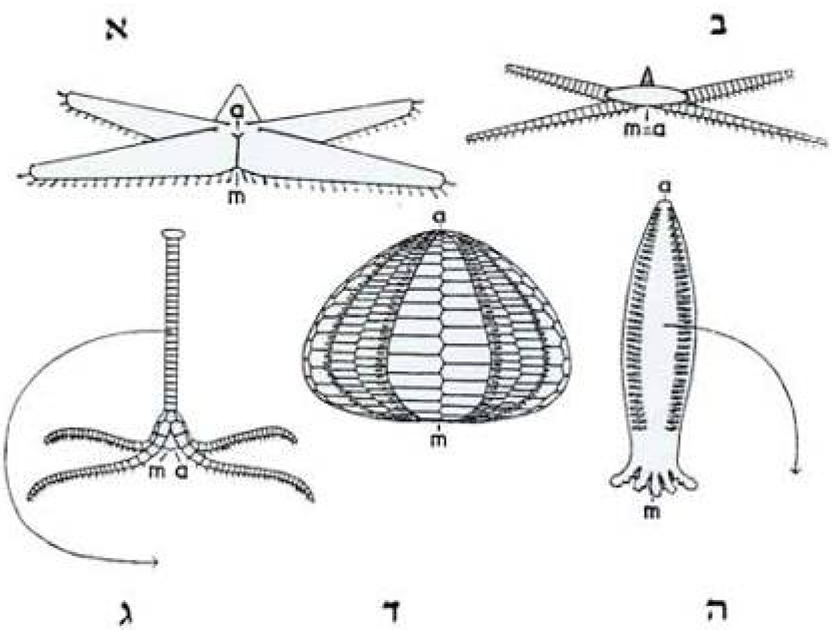
(ב) כמה סוגי מלפפוני-ים מוזרים החיים כיום במעמקי הים (מקור: Clark, 1962).

2. תכונות מורפולוגיות ואנטומיות של קווצי-עור

אף שלמראית עין אין בני המחלקות השונות בקווצי-העור דומים זה לזה, לא מעטות התכונות המשותפות לכל בני מערכת קווצי-העור (Phylum Echinodermata). חלקן נחשבות פרימיטיביות, המקרבות אותם ליצורים שמקומם בתחתי העץ ההתפתחותי, כספוגים, הידרתיים ואלמוגים. והריהן:

א. סימטריה עיגולית-מחומשת, בדומה לזו של בע"ח ירודים (**איור 3**),
ב. אין להם כלל ראש, והם חסרי עיניים ואיברי חוש חיצוניים אחרים.
ג. איברי התנועה שלהם לא-יעילים, ולכן תנועתם איטית מאד. אין ביניהם כמעט שחיינים.
ד. מערכת הדם וההפרשה שלהם לא משוכללות, ויעילותן נמוכה.
ה. העדר חציצה אנטומית-פיזיולוגית בין מי-הים ונוזלי גופם, תכונה המגבילה אותם בניסיונם להתקיים בסביבה לא-ימית.
ו. רבייתם פשוטה. כל פרט הוא או זכר או נקבה, אם כי אין זה נדיר למצוא פרטים דו-זוויגיים (הרמפרודיטיים).
ז. כושר מפליא לשיקום איברים (רגנרציה), הממלא תפקיד ברבייתם.

למרות הצורות הכל כך שונות של מחלקות קווצי העור – רב המשותף ביניהם מהמפריד



איור 3. סימטריה עיגולית (רדיאלית) בקווצי-העור: (**א**) כוכב-ים; (**ב**) נחשון-ים, (**ג**) חבצלת (הפוכה); (**ד**) קיפוד-ים; (**ה**) מלפפון-ים, לרוב מוטה על צידו (m - צד הפה ו-a - פי הטבעת (לעתים הוא חסר, ואזי m=a). החצים מדגישים את הטיית הגוף מהעמדה הטבעית של קווצי העור במלפפוני-ים וחבצלות-ים (מקור: **Clark, 1962**).

לעומתן, יש לקיפודי-ים מסוימים אוסף מרשים של תכונות מתקדמות, המעמידות אותם בשורה אחת עם היצורים העילאיים בים - ה**מיתרנים** (**Chordata**), שאנו – היונקים הנם חלק מהם:

א. סימטרית העובר בראשית התפתחותו דו-צדדית. מכאן מסקנה שהייתה זו מן הסתם הסימטריה של קבוצת המוצא ממנה התפתחו, ואילו הסימטריה העיגולית, הכמו-פרימיטיבית, הינה משנית ומאוחרת.

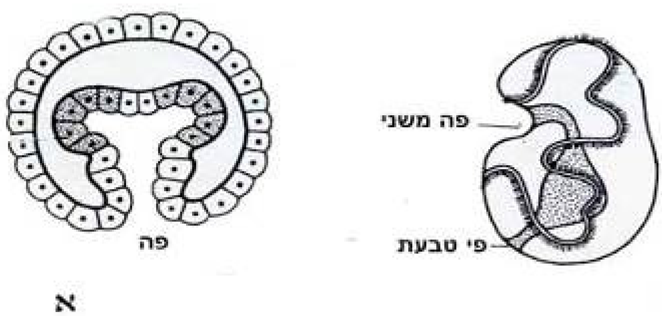
ב. הם בעלי חלל גוף משני, הקרוי **צֶלוֹם** (**coelom**). אפיון אחרון זה משותף לחסרי החוליות העילאיים ולחולייתנים. חלל הצֶלוֹם, בו שרויים האיברים הפנימיים - הלב, הכבד ומערכת הרבייה - מלא נוזל ועתיר בתאים אמבואידים, הקרויים צלומוציטים, שתפקידם דומה לתאי הדם, להעביר חמצן ומזון לכל פינות גופם.

ג. שילדם פנימי. הגם שבקיפודי-ים מקיף השלד חלל נוזלי פנימי, ומתנהג כעין מעטה-שלד חיצוני, אין מורכבות מבנהו ורמת ארגונו נופלת משילדם של החולייתנים. הקוצים מהווים חלק אורגני מהשלד עצמו.

ד. הם **"מאחירי-פה" (Deuterostomia)**, מושג המבטא צורת התפתחות עוברית מיוחדת במינה, המאפיינת את בעלי החיים העילאיים, ובעיקר החולייתנים: בשלב הגסטרולה המאוחרת (ראה להלן) נוצר נקב באחורי הגוף, המתפתח לפה, ואילו הפה העוברי הקדמון הופך לפי-הטבעת (**איור 4**).

ה. להם כמה מערכות-גוף ייחודיות - מערכת "רגלי-המים", הקוצְבָתים, הקולגן העובר שינויי קשיחות, ורקמת שלד כמו-סינציטית - המפתיעות אפילו את החוקר המנוסה. לכולן נקדיש תשומת לב בהמשך. לבד ממבנה שילדם המורכב ודרך התפתחותם העוברית, שהיא לעתים מסובכת, לכמה מקוווצי העור התנהגויות מורכבות, וכושר מפליא להגיב לאותות סביבתיים - כמו אור, זרמים, נוכחות טורפים וכדומה.

כאמור, המאפיין העיקרי של קבוצה מגוונת זו, למחלקותיה - קיפודי-ים, כוכבי-ים, חבצלות-ים, מלפפוני-ים ונחשוני-ים - הם הקוצים. שמם הקיבוצי, קווצי-עור, אינו אלא תרגום מילולי של שמם המדעי - **Echinodermata**. השם לעתים מטעה, שכן מלפפוני-הים וחבצלות-הים למשל אינם נראים כבעלי קוצים, אף שלכולם שלד עשוי לוחיות גיר, שלהן שלוחות קוצניות.



מעניין – קווצי העור מקורבים לבעלי חוליות. מאפיין מובהק לכך הוא היותם "מאחירי-פה".

איור 4. תכונת הדויטרוסטומיה - התפתחות עוברית המאפיינת את העילאיים בין חסרי-החוליות והחולייתנים: הופעת פה-משני נוסף בצידו האחורי של העובר, והפיכת הפה הראשוני לפי-טבעת. (**א**) גסטרולה מוקדמת עם פה ראשוני; (**ב**) שלב מתקדם יותר - פלוטאוס של קווצי-עור (מלפפון-ים) - בו נראים הפה הצדדי והפה המקורי, שהפך לפי-טבעת (מקורות שונים).

לעתים הקוצים חדים וארוכים והופכים את החיה כולה לכדור קוצני, ולעתים קהים, קשים או חדים, או שהם סתם זיזים, תמיד הם חלק מהשלד הגירי. כמה מקווצי-העור, בשל עיגוליותם המובהקת או סעיפיהם המדמים אותם לפרחים, לא הוכרו תחילה כבע"ח. למעשה ראו בהם בתחילה צורת מעבר מצומח לחי, ואת חבצלות-ים, למשל, כינו חי-צמחים ("זואופיטה"). רק במאה ה-19 הכיר בהם המדע כבעלי-חיים לכל דבר.
בהתפתחותה, נותרה מערכת קווצי-העור ב"צומת", שממנה התפלגו יצורים שהתרבו בים ועלו ליבשה - החולייתנים. היא זכתה לשרוד בעולמנו הודות להסתגלות בניה למגוון נרחב של בתי גידול ימיים, מתחום הכרית ועד לתהומות הים. שלא כסרטנים, כרכיכות וכתולעים - שלהם נציגות נכבדה בבתי גידול יבשתיים - נעצרו קיפודי-ים בחוף ולא עלו ליבשה או למים המתוקים.
הנפוץ והמוכר בקווצי-העור בקרבת החוף הוא **קיפוד-הים**. נתאר אותו כאן בהרחבה, להציג ולייצג את תכונות הקבוצה כולה:

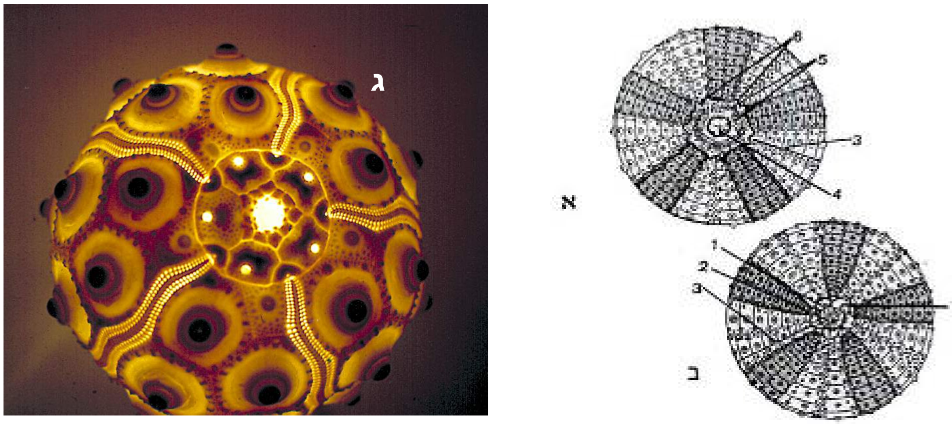
3. קיפודי-הים: רוך בעטרת קוצים

השם קיפוד-ים, שם חסר-דמיון, איננו משותף לכל הלשונות. ברוב שפות אירופה נקראת החיה "זאטוט-ים", "פרחח-ים" באנגלית (sea-urchin), או "דובון" בצרפתית (oursin). הגרמנים הידועים כ"מרובעים" הבחינו בדמיונו לקיפוד היבשתי, וכינוהו "קיפוד-ים" (seeigel), ואנו, שבמסורת שלנו לא היה להם שם מלכתחילה, הלכנו בעקבותיהם.
לצורך התיאור הראשוני נתייחס בעיקר לשני סוגי קיפודי-ים ים-סופיים - **הניזרית** (***Diadema***) **והקטיפן** (***Tripneustes***). שניהם נכללים בקבוצת קיפודי-הים העיגוליים (רגולריים). פחות-נפוצה היא קבוצת הלא-עיגוליים (אירגולריים), שנדון בה בהמשך.
משותף לכולם שלד כדורי, קשיח-יחסית, המקיף מבחוץ את חלל הצֶלוֹם המרווח. חלל זה מלא בנוזל, ובו "שטים" המעי והאיברים הפנימיים, המקושרים ביתרים גמישים (חוטים מזנטריאליים) אל דופן השלד מפנימו. הקוצים הם חלק בלתי נפרד מהשלד. בהמשך ניגע בהרחבה בשני מאפיינים אלה - מבנה השלד וחללו הפנימי - ותפקידם כמרכיביו הביומכאניים של גוף קיפודי-הים (וכמותם גם של קווצי-עור אחרים). למשקל היחסי של מרכיבי הגוף הללו - השלד וחלל הצֶלוֹם - קשר הדוק עם מצבו ותפקודו של היצור החי, ולהפך - מצבו של הגוף משתקף במבנה השלד. למשל, מחסור בסידן הופך את שלד קיפוד-הים לרך ופריך, ואילו בתנאי הרעבה מעבירה המערכת הפיזיולוגית של היצור את מרב המשאבים למערכת העיכול, ומזניחה את גידול שלד הגוף. התוצאה - מערכת הלסתות, החיונית להשגת המזון, ממשיכה לגדול על חשבון חלקי השלד האחרים.

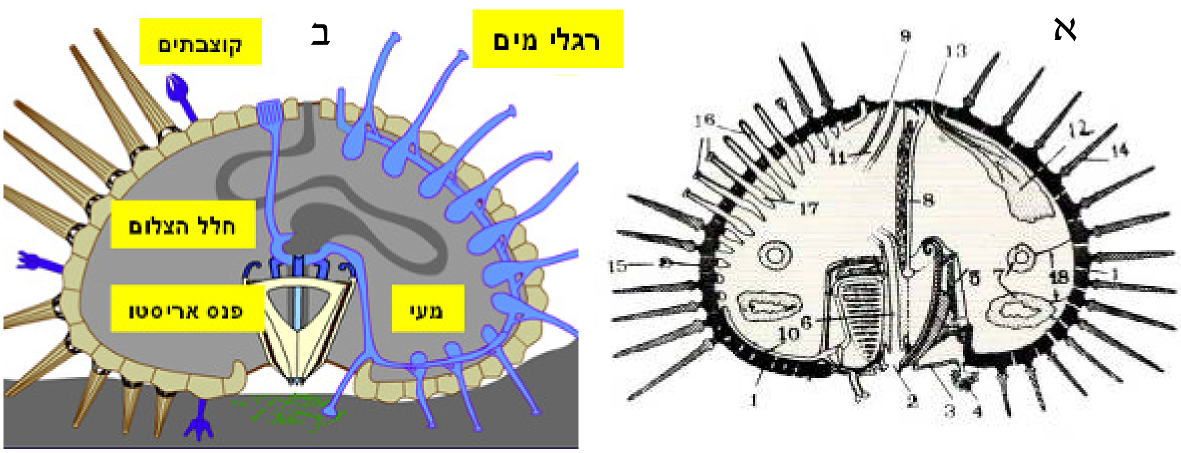
א. מבנה השלד

שלד קיפודי-הים, שהוא לכאורה שלד חיצוני, המקיף חלל נוזלי, עטוף ברקמה "עורית" חיצונית. על כן, מבחינה אנטומית שלד קווצי-העור הוא פנימי (**איורים 6,5**), להבדיל משלדיהם של חסרי חוליות ימיים אחרים - כסרטנים ורכיכות - המופרש על ידי המעטה ה"עורי" כלפי חוץ. השלד מחומש, מורכב מעשרים טורים של לוחיות גיר (חמישה "רדיוסים" שבכל אחד ארבע טורי לוחיות), התואמות זו לזו. לוחיות חדשות נוספות סמוך ל"קוטב" העליון של השלד, כשהן זעירות (**איור 7 א'**). כל לוחית גדלה בעיקר בשוליה ובעובייה, תוך כדי "נדידתה" לעבר מרכז הגוף, בפנותה מקום ללוחיות שתבואנה בעקבותיה (**איור 7 ב'**). מ"קו המשווה" ומטה, מפסיקות כמעט הלוחיות לגדול, ולכן, יחסית ללוחיות שמעליהן, הן כאילו הולכות וקטנות. כל עוד קיפוד-הים חי נוספות לו לוחיות חדשות, מהן אמבולק-רליות (שם אחר: רדיאליות), הניכרות בנקבים הזעירים החודרים דרכן, ומהן לוחיות שלמות הקרויות בין-אמבולקרליות (בין-רדיאליות).

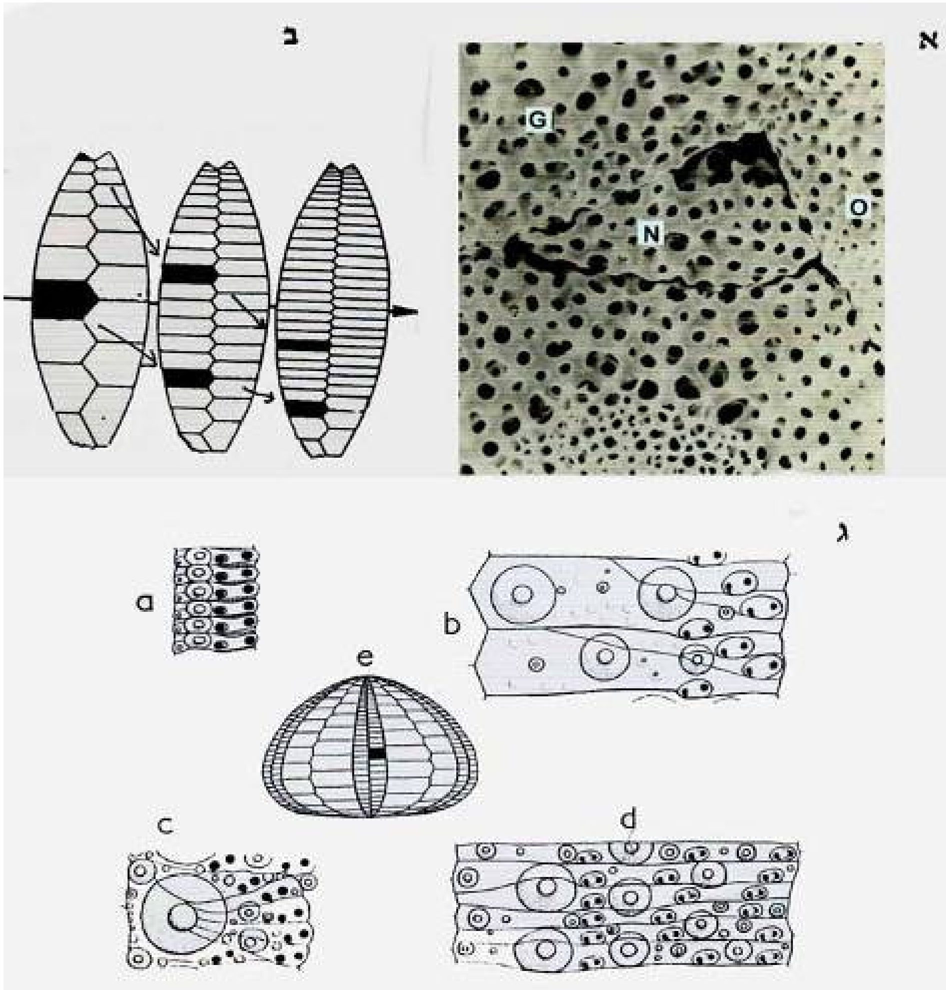
בשלד קיפודי-ים גודל הלוחיות גדל עם הגיל, אך גם מספרן, עם תוספת מתמדת של לוחיות



איור 5. מבט-על ומבט-תחתי על שלד קיפוד-ים שהוסרו ממנו הקוצים. (**א**) מבט תחתי (אדאורלי), (**ב**) מבט-על (אבאורלי). האיברים הבולטים לחוץ: (1) מערכת הלוחיות המקיפה את פי הטבעת (2) (לוחיות אפיקליות); (3) הלוחיות הבונות את השלד המרכזי - רדיוסים אמבולקרליים (מנוקד) ובין-אמבולקרליים (בהיר); (4) פה ובו בולטות חמש שיני "פנס אריסטו"; (5) קרום הפריסטום, שהוא גמיש ולוחיות שלד טבועות בו; (6) סדקי זימים. (7) הלוחית המחוררת (madrepora), המשמשת פתח למערכת ההידראולית של רגלי-המים (מקור: Durham et al., 1966). (**ג**) שלד של קיפוד-ים אילתי (צידר) המראה את צידו העליון (אבאורלי) של השלד, את פי הטבעת, את בסיסי הקוצים הגדולים (כהים) ואת חמשת טורי "רגלי המים" (צילום מקורי).



איור 6. (**א**) חתך גובהי של קיפוד-ים, שנראים בו אברים פנימיים וחיצוניים: (1) השלד; (2) פתח הפה, המוקף ב-(3) קרום הפריסטום ו- (4) זימים; (5) לסת, אחת מחמש המרכיבות את "פנס אריסטו", ו-(6) בית הבליעה; (7) חתכים במעי בפיתוליו בחלל הצֶלוֹם (אינו נראה כמובן בשלמותו); (8)- תעלת האבן ואיבר אקסיאלי– מוצא מי המערכת ההידראולית אל עבר הלוחית המחוררת; (9) פי הטבעת, מוצא המעי האחורי (11); (10) סעיף רדיאלי- אחד מחמישה - של "מערכת רגלי המים"; (12) איבר הרבייה (גונדה) ופתח המוצא לביצים וזרע (13); (14)- קוצים גדולים, ו-(15) - קוּצְבַּתים; (16) "רגלי-מים" ששלפוחיות (17) בבסיסן וכפתור הצמדה בקצה הרחוק; (18) - חוטים מזנטריאליים, המקשרים את המעי אל דופן השלד (**ב**) חתך גובהי כנ"ל המראה את חלל הצלום ופיתולי המעי בתוכו מפנס אריסטו ועד למוצאו בפי טבעת העליון. (מעובד על פי Smith, 1984 ומקורות אחרים)

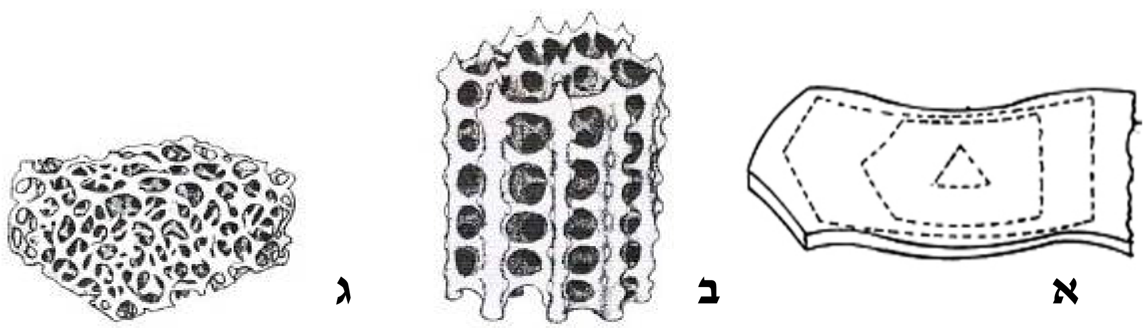


מעניין: בלוחית המורכבת יש יותר פתחי רגלי מים, וגם קוצים עבים יותר מאשר בפשוטות

איור 7. לוחית השלד - הופעה ראשונה וירידה אנכית שלה לאורך טור הלוחיות במהלך חייו של קיפוד-הים. (**א**) - מימין, לוחיות בין-רדיאליות עליונות. נראית הלוחית המשולשת הכי חדשה (N), היוצאת מבין הלוחיות המקיפות את פי הטבעת (O,G) (מקורי). הרווח המשולש שמעליה מציין את מיקום הלוחית הבאה בתור, שטרם הקשיחה. (**ב**) תיאור סכמתי של שלושה טורי לוחיות, של קיפוד-ים צעיר (משמאל) ועד לבוגר (ימין). לצעיר מעט לוחיות גדולות-יחסית (לא באופן מוחלט). עקב הגדילה הדיפרנציאלית, גדלה בהדרגה הלוחית החדשה (מושחרת עליונה) בממדיה המוחלטים, ונודדת כלפי "קו המשווה" של השלד. הגודל היחסי שלה, בהשוואה לשכנותיה, הולך וקטן. בו בזמן, הלוחית האמצעית (מושחרת תחתונה) נודדת בהדרגה כלפי מטה, יחד עם הסובבות אותה, ולוחית חדשה (מושחרת עליונה) נוספת מעל, ונודדת בהדרגה כלפי מטה (מקורי - ע"פ Raup, 1968; Seilacher, 1979 ראה גם איור 50); (**ג**) לוחיות אמבולקרליות בשלדי קיפודי-ים שונים: a - לוחיות פשוטות בשלד של צידר (Cidaroidea), b-d לוחיות מורכבות. b - לוחית משולשת בקיפוד-הים האטלנטי *Echinus*, c - לוחית מורכבת משש תת-לוחיות בסוג קיפודית (*Echinometra*), d - קבוצת לוחיות בקטיפן (*Tripneustes*) שבה כל לוחית נושאת שלושה זוגות נקבים - דהיינו מורכבת משלוש. כתוצאה מכך רגלי המים ערוכים בשלוש שורות, ו- e - ההבחנה בין טור אמבולקרלי (צר וכהה) וטור בין-אמבולקרלי. עיגולים קונצנטריים על הלוחיות הם בסיסי הקוצים (מקור: Clark, 1962).

בכל אחד מחמשת רדיוסים יש אפוא, שני טורים אמבולקרליים ושני טורים בין-אמבולקרליים (**איור 5 ג'**). שלד קיפודי-הים עשוי גיר שבו, נוסף לסידן, כ- 10% מגנזיום, יסוד מתכתי התורם לקשיותו היחסית לשלדים גיריים אחרים. ליציבותו תורם גם מבנהו, העשוי כרשת מרווחת של קורות מיקרוסקופיות (**איור 8**), שבחלל שביניהן מצויה רקמת חיבור. על משטחה החיצוני של כל לוחית בליטות עגולות, כפטמות זעירות - זיזי הקוצים, הערוכים בשורות, ועליהם "רוכבים" הקוצים. מאחר וכל לוחית אמבולקרלית נקובה בזוג נקבים אחד ליציאת "רגלי המים" (להלן), זוג לכל רגל-מים, ניכרת הנטייה האבולוציוניות להקטינן ולייצר כמה לוחיות אמבולקרליות קטנות מול כל לוחית בין-אמבולקרלית (**איור 7 ג'- a,e**). במינים "מודרניים", המאופיינים במספר רב של רגלי מים, הלוחיות אמבולקרליות מאוחות ללוחיות מורכבות. לוחית אמבולקרלית של קטיפן, למשל, מורכבת משלוש לוחיות שאוחו יחד, וערוכים בשלושה טורים (מכאן השם המדעי – *Tri-pneustes*) (**איור 7 ג'- d**). הלוחיות הללו "תפורות" זו לזו בסיבי קולגן גמישים (**איור 58 עמ' 73**).נשוב אליהם בהמשך.

ייחודי – קוי הגידול מראים כי הלוחית גדלה בקצב שונה בכיוונים השונים, וצורתה משתנה



איור 8. המבנה החלול של שלד קיפוד-ים, העשוי רשת מרווחת של קורות גיר. בחללים מרוכזת הרקמה האורגנית: (**א**) לוחית שלד טיפוסית של קיפוד-ים המראה קוי גדילה קודמים (**ב**) מבנה חללים מסודר, האופייני לקוצים ושולי לוחיות הצומחות מהר. (**ג**) מבנה לא-מסודר, המאפיין את שלד פנים הלוחית.(מקור: א – מקורית; ב-ג: .Smith, 1984).

ב. קוצים וקוּצְבַתים

הקוצים (**איור 10**) מכוסים באפידרמיס "עורי" ועל כן הם נחשבים לחלק מהשלד הפנימי. מבנה הקוץ, בעיקר בקיפודי-ים ארוכי-קוצים, הוא דוגמא לשילוב בין מוצקות וגמישות. בבסיסו של כל קוץ רקמת שריר היקפית, המחברת את הקוץ לשלד. השריר מגיב לגירויים סביבתיים - מגע, שינויים במשטר התאורה, או גירוי כימי ועצבי, הגורם להטות את הקוץ לצדדים. בניזרית ובקיפודי-ים ארוכי-קוצים אחרים, צל המוטל על אזור הקוץ גורם לו לנטות ולהזדקר לעבר מקור ההפרעה. לקיפודי-הים השונים, ולעתים אף באותו פרט קוצים בעובי שונה, המשמשים למטרות שונות: לרוב הם משמשים להגנה, אך בכמה מינים משמשים הקוצים לתנועה, כקביים עליהם מהלך קיפוד-הים, או להביא מזון לפיהם. בקיפודי-ים אחרים - מינים החיים כשהם מכוסים בחול - משמשים הקוצים אמצעי לנוע בתוך החול תוך חתירה בהם כבמשוטים.

הנתקל בקוצי קיפוד-הים לראשונה, ובעיקר בארוכים שביניהם, מתרשם משבירותם. אך חרף שבירותו, מבנה שלד הקוץ המשלב קורות שלד מוצקות עם רקמה רכה, הממלאת את חלליו, מבטיח גמישות מרבית. בבוא הקוצים במגע עם סלע השונית, ואף עם גופי בעלי-חיים שונים, נוטה הקוץ לרוב להתכופף, ורק במגע פתאומי, או בהשפעת לחץ מכוון, ננעץ הקוץ ברקמה רכה ממנו, או נשבר.

סוג מיוחד של קוצים, המשותף לקיפודי-הים ולכוכבי-הים, הם הקוצְבָתים (השם הינו צירוף השמות קוץ וצבת), הפזורים על פני משטח הגוף, ובין הקוצים הרגילים (**איור 9**). קוצים זעירים אלה נושאים בקצותיהם צבת ובה שלוש לסתות, הנפערות ונסגרות בפעולת שריר סוגר, המגיב לגירויים עצביים. הקוצבתים משמשים לרוב כנשק הגנתי יעיל, להרחיק מהגוף מזיקים וטפילים טורדניים. לסתות הקוצבת, שלרוב הן ארסיות, ננעצות ונאחזות ביצור הזעיר המתיישב על פני קיפוד-הים, מבריחות אותו, ולפעמים אף גורמות למותו. מבחינים בכמה טיפוסי קוצְבָתים: קוצְבַת דמוי ראש-נחש (ophiocephalus), קוצבת מאוצבע (dactylous),קוצבת דו-שיני (bidentate), ק-צ משולש-שן (tridentate), תלתני (trifoliate) וקוצבת כדורי (globiferous). הטיפוס האחרון הוא הגדול ומפותח בכולם, ובבסיס כל אחת מלסתותיו בלוטת ארס ושלפוחית תפוחה המשמשת לאגירת הארס. קוצבתי הקטיפן האילתי ארסיים במיוחד (לא בכדי יימנה על משפחת קיפודי-הים הארסיים - Toxopneustidae).

גם לכוכבי-ים קוצְבָתים, אך אלה קטנים יותר, ולהם לרוב שתי לסתות בלבד. נמצא כי כוכבי-הים נעזרים בהם לתפיסת טרפם. לאחרונה הוכח כי בנוסף לרקמת השרירים ההיקפית שבבסיס הקוצים והקוצְבָתים יש מעגל-דור נוסף של רקמת חיבור, המסוגלת לעבור הקשחה מהירה, ו"לנעול" את השריר (לכן היא קרויה catch apparatus). על המרכיב החלבוני של רקמה אחרונה זו נעמוד בסעיף הבא:

א

איור 9. קוצְבַתים בקיפודי-ים: (**א**) שדות קוצבתים כדוריים בקטיפן אילתי (משטחים בהירים); (**ב**) משמאל לימין - קוצְבַת דמוי ראש-נחש, קוצבת תלתני וקוצבת כדורי (מקורות שונים).

קוצבתים הם נשק יעיל להיפטר מטפילים, אך גם אמצעי הגנה נגד טורפים !

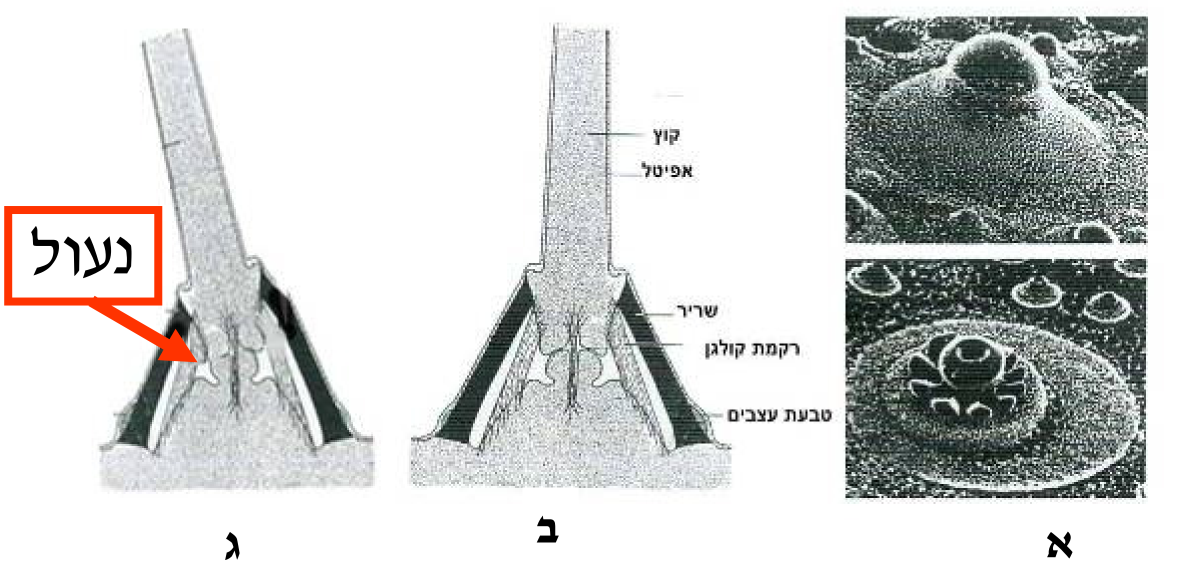
ג. רקמת חיבור מיוחדת במינה

תגלית שגילה היפאני טקהשי (Takahashi, 1967) בשנות ה-60 עוררה התרגשות בחוגי המחקר הביולוגי: הוא מצא בבסיס קוצי קיפודי-ים רקמת חיבור המסוגלת לעבור שינויים מהירים במצבה המכאני - להרפות ולהקשיח - באנלוגיה לשרירים. האחראי לתכונה זו הוא החלבון קולגן, הנמצא ברקמת החיבור של רוב בעלי החיים. רקמת הקולגן בבסיס קוצי קיפודי-הים (**איור 10**) קיפודי-ים מסוגלת להקשיח ולהתרפות בתוך שניות ספורות, ללא מעורבות שרירים. במחקריהם של ההולכים בעקבותיו, מוטוקווה (Motokawa, 1988), ווילקי (Wilkie, 1984), נתגלה כי רקמת קולגן מוטבילית (mutable) ממלאת תפקידים רבים ומגוונים בפיזיולוגיה ובאנטומיה של קיפודי-ים וקווצי-העור אחרים - כוכבי-ים, מלפפוני-ים, נחשוני-ים וחבצלות-ים (**איור 11**).

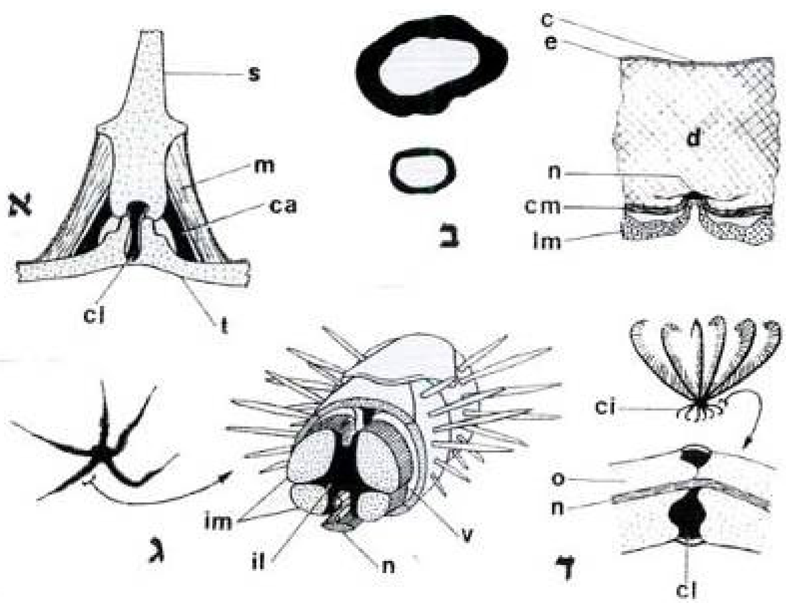
בניסויים שבוצעו על ידם נגרמה הקשחת רקמת הקולגן עם חשיפתה לריכוזי אשלגן או סידן, בעוד ששטיפתה במי-ים רגילים ריככה אותה. נמצא גם כי ביצור החי תהליכי ההקשחה וההרפיה מבוקרים על ידי מערכת העצבים, באמצעות חומרים כימיים המופרשים על ידה, כאדרנלין ואצטילכולין. מלפפון-הים, למשל, מקשיח עורו בעת חירום, ומרככו עם חלוף הסכנה. בנחשוני-ים נהפך תפקידם של יוני האשלגן, ודווקא הם גורמים לריכוך הקולגן, ומאפשרים בכך את ניתוק חוליות השלד, בעת שנחשון-הים משיר את זרועותיו. חבצלות-הים חסרות הגבעול מצוידות בקולגן בזיזיהן התחתיים, המשמשים לאחיזת החבצלת ועגינתה במקומה. רקמת הקולגן כאן מחליפה את מערכת השרירים החסרה באיבר זה. במצבה הקשיח אין אפשרות לנתקה מאחיזתה ללא שבירת הזיזים.

מנסיון אישי אני יכול לספר שבעת שליית כוכבי-ים במזרח ארה"ב, מצאנו כוכב-הים שהיה בעיצומה של טריפת צדפה וסגר עליה בכוח רב באמצעות רקמת הקולגן, ולא ניתן היה לפתוח אותה באמצעים קונבנציונליים. כמובן ששחררתי אותו מחוסר ראיות **(איור בעמ' 41)**

ייחודי: קווצי העור הם בע"ח יחידים בעולם החי שיש להם רקמת חיבור המתקשה ומתרככת



איור 10. קוצי קיפוד-ים. (**א**) צילום מיקרוסקופי של "פטמות" בשלד, המשמשות בסיסי הקוצים (לקוץ גדול פיטמית גדולה ולהפך); (**ב**) ציור סכמתי של פיטמית קוץ, והקוץ ה"רוכב" עליה, המחובר אליה ברקמות השריר (דור חיצוני) ורקמת קולגן - catch apparatus (דור פנימי). הקוץ מכוסה שכבת תאים חופה (אפיתל) (**ג**) קוץ שננעל ומתקשה על ידי רקמת הקולגן (מעובד ע"פ Smith, 1984).



איור 11. רקמת חיבור העשויה קולגן "מוטבילי" בנציגים טיפוסיים של קווצי-עור: (**א**) בבסיס הקוצים של קיפודי-ים; (**ב**) בעור העבה של מלפפוני-ים; (**ג**) בזרועות נחשון-הים ו- (**ד**) בזיזים התחתיים של **חבצלות-ים** (מקור: .Wilkie, 1984).

מקרא לפרטים: s - קוץ; e,c - אפידרמיס וקוטיקולה; ci - זיזי החבצלת; m,cm,lm,im - שרירים; n - עצבים; ca- רקמת חיבור מקשיחה (catch apparatus); cl,il - גידים עשויים קולגן; o,v,t- מרכיבי השלד, ו - d- עור.

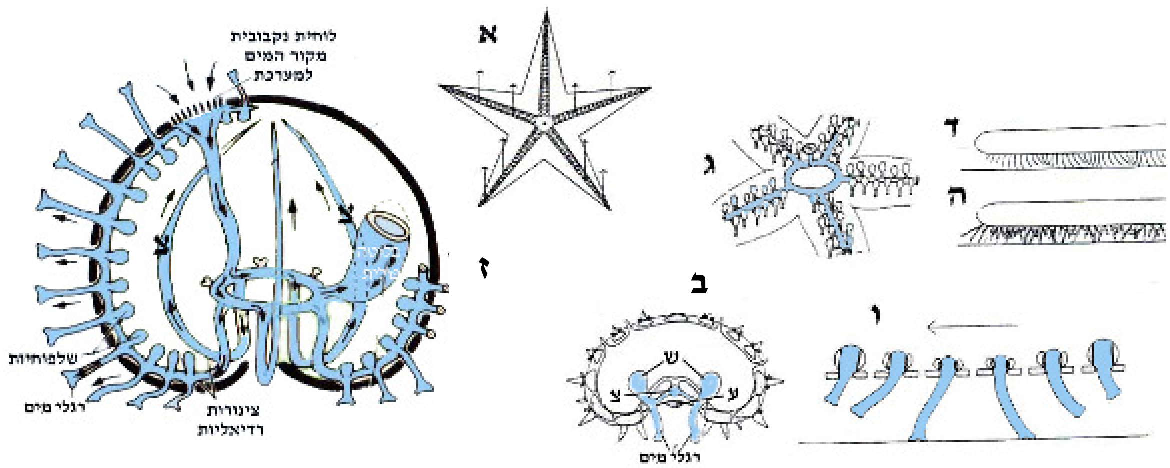
ד. "רגל-מים" כאיבר תנועה

לקווצי-העור מערכת תנועה, שאין לה משל ורע בעולם החי (**איור 12**). המערכת כוללת צינור חלול, שפעולתו הידראולית. בחלקו האחורי של הצינור שלפוחית תפוחה, שבהתכווצה נשלף הצינור ומתארך קדימה, כשבקצהו הקדמי כפתור הצמדה הנאחז בעצמים מוצקים. בקיפודי-הים משולבת מערכת הידראולית זו במערך השלד. השלפוחית נמצאת בחלל הגוף, ואילו הצינורות ההידראוליים (הנקראים רגלי-מים או רגליים אמבולקרליות (tube-feet באנגלית), חוצים את השלד דרך נקבי הלוחיות האמבולקרליות. קיפוד-הים מסוגל להאריך את רגל-המים לפחות פי שלושה מאורכה הרגיל (עד 5 ס"מ בקטיפן), או לכווצה מאד. רגל-מים נאחזת באבן על ידי הצמדת כפתור ההצמדה אליו, סילוק המים מהרווח שבינו למצע ויצירת ואקום. לכפתור הצמדה אחד כושר הצמדות המגיע עד כדי 30 גרם, ואם נכפילו במספרן של רגלי המים הפעילים בו-זמנית נגיע לעצמת היאחזות העולה על כמה ק"ג (Paine, 1926).

אך לא כוח רגעי בלבד הם מראים, אלא גם כושר מרשים להתמיד בהתנגדות לעקירה. בניסויים החזיקו קיפודי-ים מעמד במשך יותר משעה בפני כוח בעצמה של 250 ג' שאיים לעקרם, ולא מן הנמנע שהם מסוגלים לעמוד גם בפני גל פתאומי בעוצמה גדולה פי-כמה (.Sharp & Grey, 1962).

לכל קיפוד-ים חמש סדרות כפולות של רגלי-מים, כמספר טורי הלוחיות הנקבוביות. ל**קטיפן**, גדול קיפודי-הים במפרץ אילת (עד 13 ס"מ קוטרו, ללא הקוצים) יותר מ-1,500 רגלי-מים, וכמספר הזה זוגות נקבים זעירים בשלד.

רגלי-המים קושרות את קיפוד-הים אל המצע כיתרים של אוהל, ומייצבות אותו, אך בו בעת משמשות לו אמצעי עיקרי לתנועה. והרי מנגנון הפעולה של רגל-המים:
המים נדחפים על ידי התכווצות השלפוחית שבבסיסה, בתוך השלד. מאחר וחללה של רגל-המים אטום, נדחף כפתור ההצמדה קדימה, והרגל מתארכת, תוך התכווצות השרירים ההיקפיים, המפעילים בכך לחץ הידראולי לאורכה.
שרירים המפעילים את כפתורי ההצמדה מאפשרים להם להיאחז בעצמים מוצקים בכיוון התנועה. משנאחז הכפתור מתכווצים שרירי האורך של רגל-המים, וזו מתקצרת ומושכת את הגוף אחריה. מפליא הדמיון שבין המערכת הזאת למערכת ההידראולית, המעבירה גיליונות נייר במכונות הדפוס בנות ימינו. קשה להניח שקווצי-העור גנבו מבני האדם את הרעיון...
מוזר - מערכת הידראולית זו מתחברת אל מי-הים ללא חציצה של קרום אורגני. מים חודרים דרך מסננת נקבים זעירים בלוחית נקבובית הנקראת madrepora (="אם הנקבים"), שהיא אחת מהלוחיות המקיפות את פי-הטבעת (לוחיות אפיקליות). ממנה יורד במרכזו של הגוף צינור המתחבר לטבעת היקפית שממנה מסתעפים חמשה טורים רדיאליים, שעליהם "יושבות" השלפוחיות (אמפולות בלעז) המחוברות לרגלי-המים (**איור 12ג',ז**). מערכת שסתומים מחלקת את המערכת ליחידות נפרדות ומאפשרת יצירת לחץ הידרוסטטי שונה בכל אחת ממאות רגלי-המים. מערכת רגלי-המים בכוכבי-ים דומה במידה ניכרת לזו של קיפודי-ים, אך מספר הלוחיות הנקבוביות, הפזורות על פני "גבו" של כוכב-הים מגיע עד ל-11.



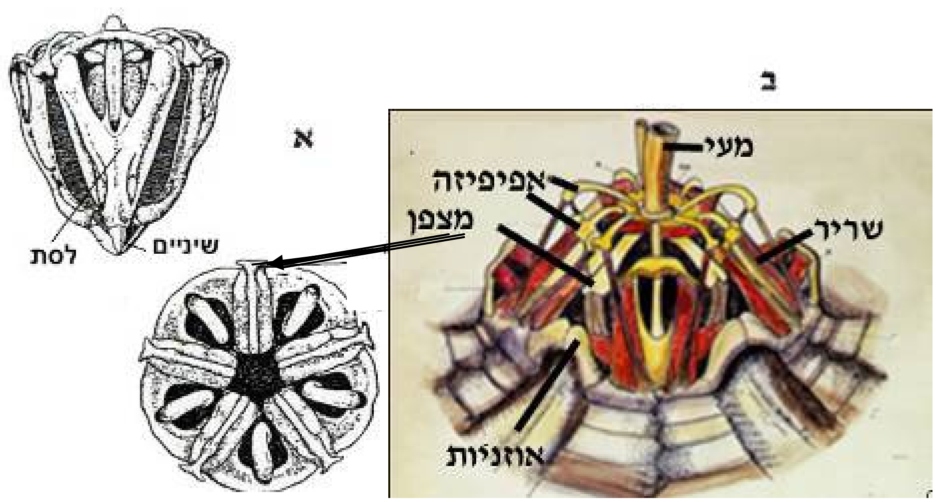
מערכת רגלי המים היא מערכת הידראולית טבעית

איור 12. מערכת "רגלי-המים" בקווצי-עור (כוכבי-ים וקיפודי-ים). (**א**) מבט תחתי, הממחיש את הכיוון השונה אליו צריכה להוליך כל רגל-מים, כשכוכב-הים רוצה לנוע בכיוון אחד; (**ב**) חתך באחת הזרועות, הממחיש את מראה הטור הכפול של שלפוחיות ורגלי-מים היוצאות במרכז הזרוע (מקור: Clark, 1962); (**ג**) מבט כללי על המערכת כולה בכוכב-ים, כשבמרכזה הטבעת ההיקפית והלוחית הנקבובית כלפי מעלה. (**ד**) ו- (**ה**) השוואה בין "רגלי" תולעת רב-רגל, שאיננה מקווצי העור, הנעות במחזוריות קצבית, וזרוע של כוכב-ים בה רגלי המים הנצמדות כל אחת בתורה. (**ו**) תיאור מחזוריות התנועה של כל רגל-מים של כוכב-ים לאורך נתיב תנועתה (חץ). (**ז**) מערכת רגלי מים בקיפוד-ים (מעובד מ- Fell). קיצורים: ש-שלפוחיות; צ-צינור רדיאלי, אחד מחמישה; ע – עצב המלווה את מערכת רגלי המים

על התיאום בין כיווני המשיכה וההצמדות של רגלי-המים והכוונת פעולתן מופקדת **מערכת העצבים**. כדי שקיפוד-ים יוכל אכן לנוע, חייב כפתור ההצמדה של **כל אחת מרגלי-המים** - בהגיע תורה - להינתק, להישלף, להימתח בכיוון הרצוי, להיצמד לעצם קשיח ולמשוך את הגוף אחריו. הואיל ועשרות רגלי-מים פועלות בו-זמנית, ובכמה כוונים, חייבת מערכת העצבים להכתיב לכל רגל-מים מתי להרפות אחיזתה, מתי ולאיזה כיוון לשלוח את רגל-המים, מתי להיאחז במצע בכפתור ההצמדה, ומתי לכווץ את כל שריריה כדי למשוך את הגוף אחריה. תיאום ברמה כה-משוכללת אצל יצור שכל "מוחו" הינו פקעת עצבים טבעתית המקיפה את הפה ומסתעפת לעבר מערכת רגלי-המים והקוצים, הינו ללא ספק אחד מפלאי הטבע. חלק מרגלי-המים משמשות גם למטרות אחרות: לנשיאת עצמים זרים על משטח הגוף (רפלקס הכיסוי, **עמ' 22**), לתפיסת מזון ולקירובו אל עבר הפה, ובכמה מיני קיפודי-ים משמשות רגלי המים אף כזימים לנשימה (ראו י"ג 3, **בעמ' 30**). בכוכבי-הים, שהם טורפים, משמשת רגל-המים גם אמצעי עיקרי ללפיתת צדפות, ולפשיקת קשוותיהן כדי להגיע אל הבשר הרך. גם אצלם חייבת מערכת החישה להבחין בבירור בין העצמים הבאים במגע עם רגל-המים - מי מהם קשה, ויש להיאחז בו, ומי רך שמתאים להיזון ממנו.

קיימת סברה כי תפקידה המקורי של רגל-המים - בקיפודי-ים קדומים - היה ללכוד מזון ולהעבירו לפה, וכזהו נשאר בכמה קווצי-עור "ירודים" כמו נחשוני-ים וחבצלות-ים. בקווצי-עור אחרים שימשה רגל-המים לנשימה (זימי קיפודי-ים בני ימינו הם "רגלי-מים" שעברו הסבה לתפקיד זה). חזרה ללכידת מזון באמצעות רגלי-המים אנו רואים בקיפודי-ים החיים בסביבה חולית, שם היאחזות רגל-המים במצע אינה יעילה, או אלה החיים בכוכים, ומלקטים מזון מהסביבה.

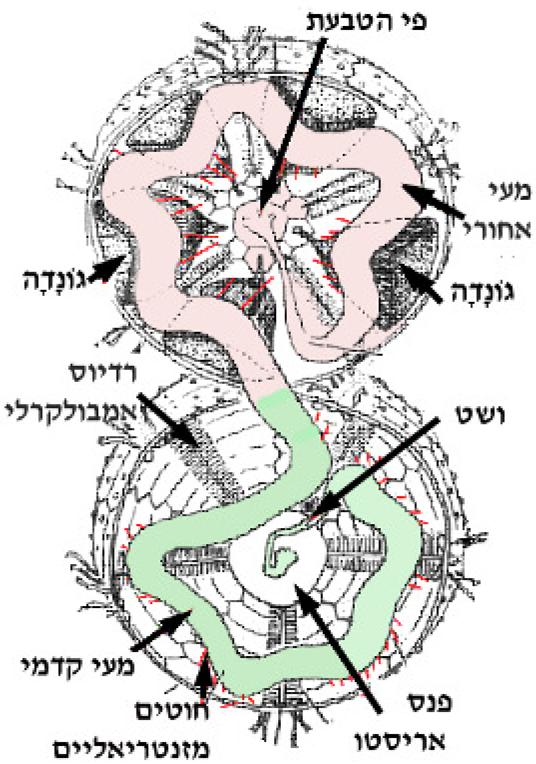
פנס אריסטו הוא אבר הלעיסה המשוכלל ביותר בעולם החי.



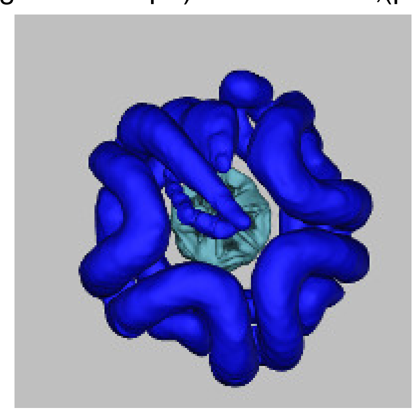
איור 13. "פנס אריסטו": (**א**) מראה מהצד על השיניים והלסתות המשמשות להן נדנים - הנפגשות בנקודה אחת ומבט-על על קצהו הגבי . (**ב**) מימין - מבט מפנים הגוף על פנס אריסטו באתרו - מקושר באמצעות שרירים ויתרים ל"אוזניות" בתחתיתו של כל טור אמבולקרלי, ובראשו מוצא המעי הקדמי. נראית גם מערכת השרירים הקושרת אותו לשלד, ומפעילה את הלסתות (מקורות שונים).

ה. מערכת העיכול של קיפוד-הים

זו כוללת את הפה ומערכת הלסתות שבו, את הושט ואת המעי הגדול (הקדמי), המעי הקטן (האחורי) ופי-הטבעת **(איור 6).** פיו של קיפוד-הים נמצא תמיד ב"קוטב הדרומי", שנקרא לכן "אוֹרָלי", במרכזו של פער עגול בשלד הקרוי **פֶּריסטום** (peristome). הוא מצויד באחד מאיברי הכרסום הייחודיים והמוזרים בעולם החי - מערכת סימטרית-עגולה המורכבת מחמש לסתות הערוכות סביב פתח הפה, כשבכל אחת מהן "נדן" קשיח שבו שן ארוכה שקצהה החד כלפי מטה. כל חמש השיניים נפגשות בנקודה אחת, במוצא הפה. האיבר כולו, על הלסתות והעצמיות הגרמיות המחוברות אליהן - עשרים וחמש במספר - מופעל על ידי לא-פחות מ-45(!) שרירים, הממונים על פישוק הלסתות, סגירתן, שליפתן החוצה או התכנסותן, ולהכנסת המזון אל תוך הפה. מערכת הלסתות המיוחדת הזאת זכתה להתעניינות רבה מצידו של חוקר הטבע היווני אריסטו, במאה ה-4 לפני הספירה, ונקראת על שמו - **"פנס אריסטו"** (אולי בשל דמיונה לפנס שהיה נהוג בימיו) (**איור 13**). כרגיל משמש ה"פנס" לכרסום באצות או בחיות נייחות, אך כמה קיפודי-ים נוהגים לכרסם בעזרתו מחילות בסלע עצמו (**איור 17**). המעי ארוך - כיאה לחיה צמחונית - ומתחיל בצידו העליון של "פנס אריסטו", ומתווה דרך פתלתלה בחלל השלד מלא-הנוזלים, הצֶלוֹם, ומסתיים בפי הטבעת, הנפתח בקוטב העליון (**איור 14**). המעי מוחזק אל הדופן הפנימית של השלד באמצעות חוטים מזנטריאליים (בדומה למעי החולייתנים) ואפשר לזהות את האחיזה שלהם בדופן (**איורים 55,52**).



איור 14. (**א**) קיפוד-ים שנחתך בחצי גובהו, החושף את חלל הצֶלוֹם, ואת המעי הקדמי (מחצית תחתונה), היוצא מ"פנס אריסטו" ומתפתל לאורך פנים-דופן הגוף בניגוד לכיוון השעון. המשכו, המעי האחורי, מתפתל בכיוון הפוך, ונצמד אף הוא אל הדופן, בין הרדיוסים האמבולקרליים, באמצעות חוטים מזנטריאליים, (**ראו גם איור 51**) ומסתיים בפתח פי הטבעת (**ב**) הדמיית MRI של קיפוד-ים רגולרי, המראה את "**פנס אריסטו"** (בירוק), והמעי - בכחול (מקור: Ziegler et. al).



הסידור המרחבי של פיתולי המעי קבוע בכל קיפודי-הים הרגולריים

רוב קיפודי-הים הם צמחוניים, המכרסמים באמצעות שיניהם החדות את מעטה האצות הקצרות המכסה את המסלע בקרבת החוף. מיעוטם טורפים, הניזונים בבעלי-חיים נייחים. לא מכבר נתגלה כי כמה מיני קיפודי-ים נוהגים להיזון על ידי ספיגת חומרי מזון המומסים במי-הים באמצעות... קוציהם. דרך נקבוביות העור של הקוצים חודרים חומרים מומסים - חומצות אמיניות וסוכרים - ממי הים ואלה מהווים חלק לא-מבוטל ממזונם (Pequignat, 1970).

ו. חלל הגוף ותפקידיו

אין לקיפודי-הים מערכות הובלה (דם, לב ועורקים) מפותחות כאלו שברוב מיני בעלי החיים. עם זאת, בנוזל המימי הממלא את נפחו של החלל המרכזי, הקרוי חלל הצֶלום (**איורים 14, 6**), ונמצא בתנועה מתמדת, שטים תאים חופשיים, הנקראים צלומוציטים, העוברים דרך דפנות הרקמות השונות, באמצעות "רגליים מדומות", מהם הדומים לאַמֶבּות (מכאן שמם - **amebocytes**). תאים אלה בולעים חלקיקי מזון ו"מסיעים" אותם אל תאי הגוף השונים. ריכוז המלחים בנוזלי הגוף זהה לזה של מי הים, מה שמסביר את תלותם המלאה במדיום המימי הסובב אותם. חלל נוסף, המופרד מחלל הגוף העיקרי במחיצה דקיקה הוא "חלל מערכת הדם", שתפקידו איננו ידוע בביטחון. לתאים אלה, שהם המקבילים בקווצי עור לכדוריות הדם לסוגיהן, יש תפקידים הן בהעברת מזון וחמצן והן בסילוק פסולת והפעלת מנגנוני החיסון.

ז. מערכת הנשימה

לקיפודי-הים זימים זעירים, שאינם אלא בליטות של דופן הגוף הגמיש, בצידו התחתון של הגוף, על הגבול שבין השלד המוצק לקרום הגמיש שסביב הפה. לכמה מינים אין זימים, אך הם מסוגלים לנשום בעזרת רגלי-המים שהותאמו לכך, או באמצעות רקמת האפידרמיס העורית עצמה. לקיפוד-הים **ניזרית** שלפוחית צבעונית, המבצבצת מפי-הטבעת שלו, ואשר תפקידה הוא נושא לסברות רבות. כיום שולטת הדעה כי אף היא מסייעת בנשימה.

רוב קיפודי-הים הם צמחוניים, המכרסמים באמצעות שיניהם החדות את מעטה האצות הקצרות המכסה את המסלע בקרבת החוף. מיעוטם טורפים, הניזונים בבעלי-חיים נייחים. לא מכבר נתגלה כי כמה מיני קיפודי-ים נוהגים להיזון מספיגת חומרי מזון המומסים במי-הים באמצעות... קוציהם. דרך נקבוביות העור של הקוצים חודרים חומרים מומסים - חומצות אמיניות וסוכרים - ממי הים ואלה מהווים חלק לא-מבוטל ממזונם (Pequignat, 1970).

ח. איברי חישה וראייה

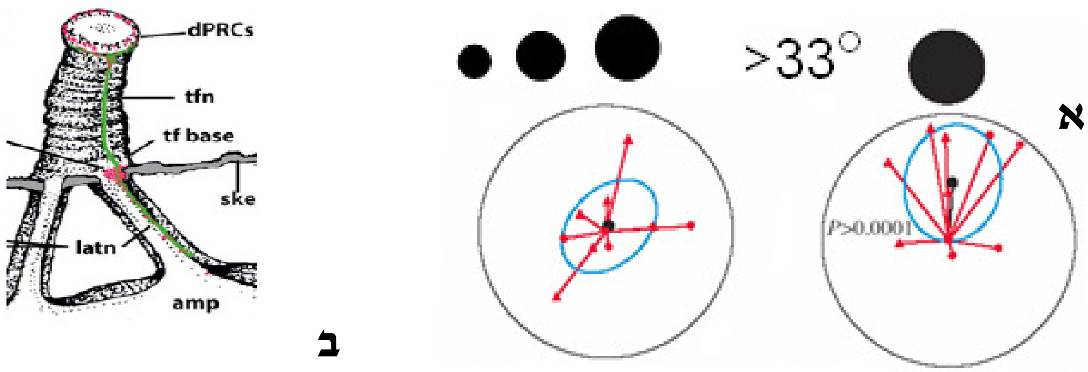
הפוגש את הניזרית ארוכת-הקוצים בבית גידולה הטבעי, ומבחין בחמש ה"עיניים" הלבנות המנצנצות, כתמי צבע כחול בשולי טורי הלוחיות, וצבעוניותו המבהיקה של עורם, יתקשה להאמין שלמעשה אין לקיפוד-הים עיניים כלל. במחקרי החוקר מילוט ועמיתיו (Millott & Manly, 1961) נמצא כי גופיפי הצבע הללו, האירידיופורים (פירוש השם "נושאי-הבהק") - המקשטים את גופם של בני סידרת הניזריתאים (Aulodonta), משמשים כעין מראות זעירות המחזירות אור הנופל עליהם, אך אינם עיניים במובן המקובל. מאידך נמצא כי פיגמנט הראייה - תואם רוֹדוֹפּסִין - המפוזר בתאי העור כולו, מתרגם את תחושת האור הפוגע בו לגירוי עצבי המועבר למרכז התחושות בגוף - העצב הטבעתי המקיף את הפה והלסתות.

אף שהם חסרי עיניים – וגם ראש ומוח כמקובל בעולם החי ...
קווצי עור רבים מבחינים בין אור וצל ומכוונים את התנהגותם על פי כמות האור בסביבה

מיני קיפוד-הים השונים נבדלים ביחסם לאור. מהם הנמשכים אליו, ואילו אחרים נמנעים מלהיחשף לו. מצאו כי כצפוי, פרט שחי זמן רב באור יעדיף לנוע לכיוון האור, ואילו פרט שהתרגל לחיות באור נמוך יעדיף את הפינות האפלות. במחקר שערכו שני חוקרים (Belvins & Johnsen, 2004) נמצא כי ניזרית יכולה להבחין בכתם כהה שקוטרו עולה על 33 מעלות מהיקף המעגל סביבם (**איור 15**)

אין ספק כי רגלי המים רגישות למגע והן יודעות להבחין בין סוגי המצע השונים - רך, מוצק, מפורר וכו'. תאי חישה הרגישים לריכוזים קטנים מאד של חומרים כימיים שונים, פזורים על פני הגוף, ומתקשרים אל מערכת העצבים. אין הוכחה שקיפודי-ים מגיבים לקולות או ללחצים במים.

במחקר חדש (Ullrich-Lüter et al., 2011) התברר כי תכונות הראייה של קיפוד-הים מרוכזות על דיסקיות ההצמדה של רגלי המים שלהם. הם משערים שכל הנקודות הרגישות לאור על פני גוף קיפוד-הים המחוברות למערכת העצבים מתפקדות כעיניות ב"עין מורכבת" כזו של החרקים או הסרטנים, ובסך משמשות לניווט אל האור או ממנו, על פי הצורך.



איור 15: (**א**) תוצאות מחקר (Belvins & Johnsen, 2004) המראה כי קיפודי-ים שהונחו במרכז זירה נמשכים אל כתם כהה המוצג בפניהם, רק כשהוא מעבר לגודל של 33^0 מהיקף הזירת הניסוי. כתמים בגודל קטן מזה לא גרמו לתגובה מובהקת (שמאל) ו-(**ב**) אזורים רגישים לאור (באדום) על רגל מים של קיפוד-ים והקישור שלהם עם מערכת העצבים (Ullrich-Lüter et al., 2011).

ט. אקולוגיה והתנהגות של קיפודי-ים מצויים

כבקבוצות בעלי-חיים אחרות, גם בין קיפודי-הים תמצא מגוון רחב של אורחות-חיים: כמה מינים חיים בתת-הכרית, שם משתנים התנאים במהירות, ואי-יציבות הסביבה מכריחה את השוכנים בה להיות סתגלנים ולנצל כל הזדמנות הנקרית בפניהם. לעומתם, מינים החיים בשונית, שם התנאים יציבים לאורך זמן (אף שעצמת הגלים והסחיפה לעתים חזקים יותר), נוטים להאריך ימים. הסוג **ניזרית** (***Diadema***), הניכר בקוציו הארוכים והדקיקים, הוא לרוב חד-שנתי וסתגלן ממדרגה ראשונה, ואילו ה**עפרונן** (***Heterocentrotus***) שקוציו עבים וקהים כעפרונות לא מחודדים, הנחשב לקשוח בקיפודי--הים בים הטרופי, הינו בעיקרו רב-שנתי. משכנו הוא באזור המשברים של השונית, אליו מתנפצים גלים, המסוגלים לעקור בעת סערה כל מי שאיננו מעוגן בחזקה אל מצע הסלע. במקום אמצעי התנועה האוניברסלי של קיפודי-הים - רגלי-המים - שאינו יעיל כאן, נעים שני המינים הללו, הראשון על חול והשני על גבי השונית, באמצעות קוציהם, המשמשים כקביים. בעת סערה או באור המלא של שעות היום מתקבצים עשרות ניזריות לקבוצה צפופה, כשהן מקיפות עצמן במאות קוצים ארוכים. העפרונן, לעומתם, עוגן בכוך שבשונית, לבדו. לאחיזה ממושכת "ננעלת" רקמת החיבור הקולגנית שבבסיס הקוצים, ואלה מקשיחים את אחיזתם בדופן הכוך בלא השקעת אנרגיה נוספת מצד קיפוד-הים. שמו של קיפוד-ים זה הינו תרגום שמו האנגלי Slate-pencil sea-urchin ("קיפוד-ים עפרון הצפחה"), משום שימוש שעשו בו בכמה ארצות טרופיות. שם נהגו לחרוך את הקוצים העבים, שמצאו על החוף, במדורה, ולהשתמש בהם לכתיבה על נייר, או על אבן.

הקטיפן (***Tripneustes***), לו נקדיש פרק נכבד במאמר זה, הינו "אלוף הסתגלנים". הסוג נפוץ בכל האוקיינוסים החמים, משני עברי קו המשווה, ועד לרוחב גיאוגרפי של 30^0 מכל עבר. המין הים-סופי מראה תכונות של יצור חד-שנתי - גדילה מהירה ורבייה בשנה הראשונה - באותם חופים בהם חזקה אנרגית המים ולא-ניתנת לחיזוי, וגדולה הסכנה של העלמות אוכלוסיות הקטיפנים בסערות הים הרבות בחורף. באוכלוסיות אותו מין, המוגנות מפני הסערות, הוא מסגל לעצמו אורח-חיים רב-שנתי, המתבטא בשרידות גבוהה ותוחלת חיים ארוכה (ראה להלן). תכונה זו מכונה אופורטוניזם הסתגלותי. המין הקטן ביותר בין ה"עגולים" הוא **קיפודן עירום** (***Nudechinus***), שרק לעתים נדירות מגיע גודלו ליותר משני ס"מ, אך שלדו וקוציו קשיחים ומאפשרים לו להתחפר בין גרגרי חצץ שבאזור התת-החוף.

לקיפודי-הים אויבים רבים (ראה להלן). איטיות תנועתם, תגובתם המגושמת הפכו אותם למטרה לדגים, חלזונות וסרטנים. אך קיפודי-ים השונים למדו להימנע מקרבת הטורפים. יש מינים המסתתרים בחגווי הסלעים בשעות היום, או שהם מכסים את גופם בגופים המסווים אותם (יש סברה שיש בכך הימנעות מאור מזיק), ויוצאים לרעייה בלילות. לאחרונה פורסם מחקר על כי במקרה שקיפוד-ים נטרף בקרבת בני מינו, הם מגיבים לריחו של הנוזל הפנימי הניגר למים, ונפוצים לכל עבר, בבריחה המונית, כדי להקשות על הטורף וכדי למצוא מחסה.

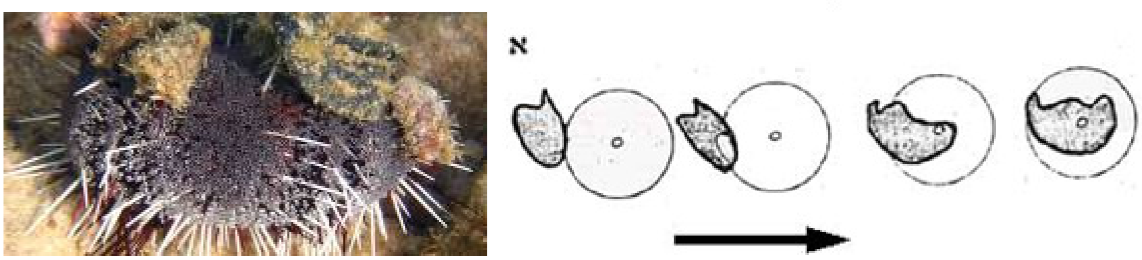
טורפים יכולים להשפיע על אורח-החיים של קיפודי-ים. הניזריות החיים במפרצים סגורים, לתוכם אין נכנסים דגים טורפים, פעילים בכל שעות היממה, בעוד שבני מינם, החיים בחשש מתמיד לחייהם, הם בעיקר פעילי-לילה (Fricke, 1974). מכך התפתחה גם רגישותם לאור והתנהגויות הקשורות בו. בהמשך גם נראה כי לטורפים יש תפקיד אקולוגי מכריע גם בקביעת אורח-חייו של הקטיפן.

רפלקס הכיסוי.

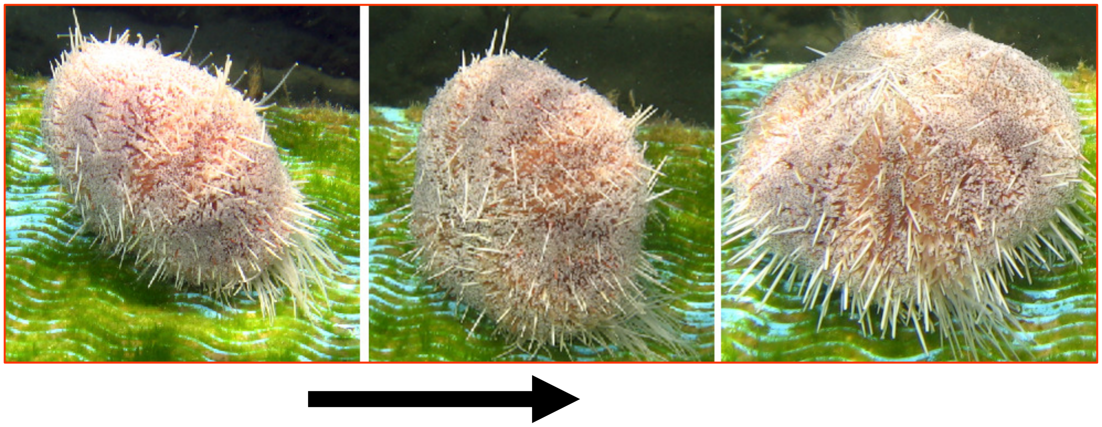
קיפודי-ים רגישים לאור, כקטיפן, עורמים על "גבם" עלים ושברי קונכיות - תכונה המוכרת כרפלקס הכיסוי - להגן על עצמם בפני קרינת-יתר, ואולי גם כנגד טריפה (**איור 16 א'**). רפלקס דומה מוצאים אצל כמה מיני מלפפוני-ים המעמיסים על "גבם" עלי עשבי-ים, ובכך מתגוננים מפני חשיפה לאור ומפני טורפים כאחד.

התיישרות.

תכונה בולטת היא כושרם להתהפך במהירות ממצב שבו חלק הגוף הרגיש ביותר - קרום הפריסטום ושיני "פנס אריסטו" - נחשפים לסכנת טריפה. בתהליך מתואם היטב פועלות כל רגלי-המים להטות את הגוף ולהחזירו למצבו האופקי (**איור 16 ב'**).



איור 16 א'. אקולוגיה והתנהגות של קיפודי-ים. **תגובת הכיסוי** – צילום ושרטוט המראה איסוף עצם זר (עלה אצה) מהסביבה והעמסתו על משטח הגוף בעקבות הארה ממוקדת על מרכז הגוף (עיגול קטן); (מקור איור Lawrence, 1976; צילום: מקורי).



איור 16 ב'. שלושה שלבים בהתיישרות קטיפן ממצב הפוך למצב הרצוי, בתוך דקות ספורות. החץ מורה על כיוון הרצף (צילום: מקורי).

קיפודי-ים לא מרגישים בנוח במצב הפוך ומתיישרים במהירות

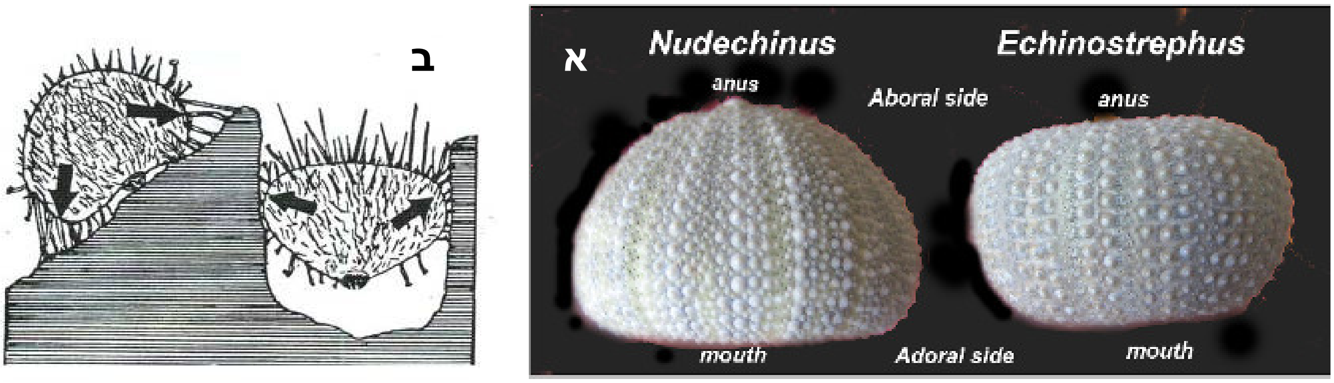
קיפודי-ים כקבוצת-מפתח אקולוגית.

מהיותם אחת הקבוצות המובהקות ביותר של צמחוניים, רואים האקולוגים בקיפודי-הים קבוצת מפתח אקולוגית, המסוגלת להשפיע עמוקות על כיסוי הצמחים וניצולם על ידי צמחוניים אחרים, ועל מיני בעלי-חיים המנצלים את שטחי הסלע שכורסמו מעליהם האצות, להתיישב. בים הטרופי, על משטחי עשבי-ים, יוצרות הניזריות "הילות": הם יוצאים בשעות הלילה לרעות במשטחי עשב-הים. ברעייתם האינטנסיבית נוצרות קרחות המקיפות את השונית כהילה בהירה. אלה שלא הצליחו לחזור עם בוקר, או העדיפו להישאר בשטח הפתוח, מתאגדים לקבוצות צפופות שהרווח בין הפרטים בהן כאורך הקוצים. היה וייפגע מי מהם על ידי טורף, מתערבבים נוזלי גופו במי-הים ומעבירים "מסר" כימי, הגורם לתגובת-בריחה מבוהלת. כל קיפוד-ים בן מינם שיחוש בריח ימהר להתרחק, וכך מתפזרים הניזריות לכל עבר (& Snyder Snyder, 1970). לא-מבוטלת חשיבותם האקולוגית של קיפודי-ים בשונית: כרסום אצות על ידי קיפודי-ים חושף את סלע השונית להתיישבות מחודשת של אלמוגים, ואילו העדר קיפודי-ים מטה את הכף לטובת כיסוי באצות. כמה מיני קיפודי-ים מעמיקים לקדוח באבן, ולטווח הארוך מהווים גורם המפורר את הסלעים (**איור 17**).

http://www.youtube.com/watch?v=D3W4OCnHyCs&feature=related

י. ארסיות ורעילות

ארסיות קוצי קיפודי-הים, הנודעת לשמצה, לא נועדה לתוקפנות. יצורים איטיים אלה, החשופים לטריפה, זקוקים לאמצעי הגנה יעיל כנגד טורפים, ועל כן מוטל יהבם על הקוצים הדוקרניים. קוצי הניזרית השחורים, ארוכים וחדים מאד. בהינעצם בגוף הקורבן הם נשברים ומופרש חומר לא-רעיל, אך מגרה את העצבים וגורם לכאב עז. לעומת זאת, יעילותו של חלבון ארסי, שהופק מהקוּצְבָתים של קטיפן אילתי הוכחה בהזרקה לעכברים (Alender et al., 1965). החומר עומד בפני היסטמינים, המשמשים אמצעי-נגד מקובל לרעלים ברפואה (Mebs, 1984).

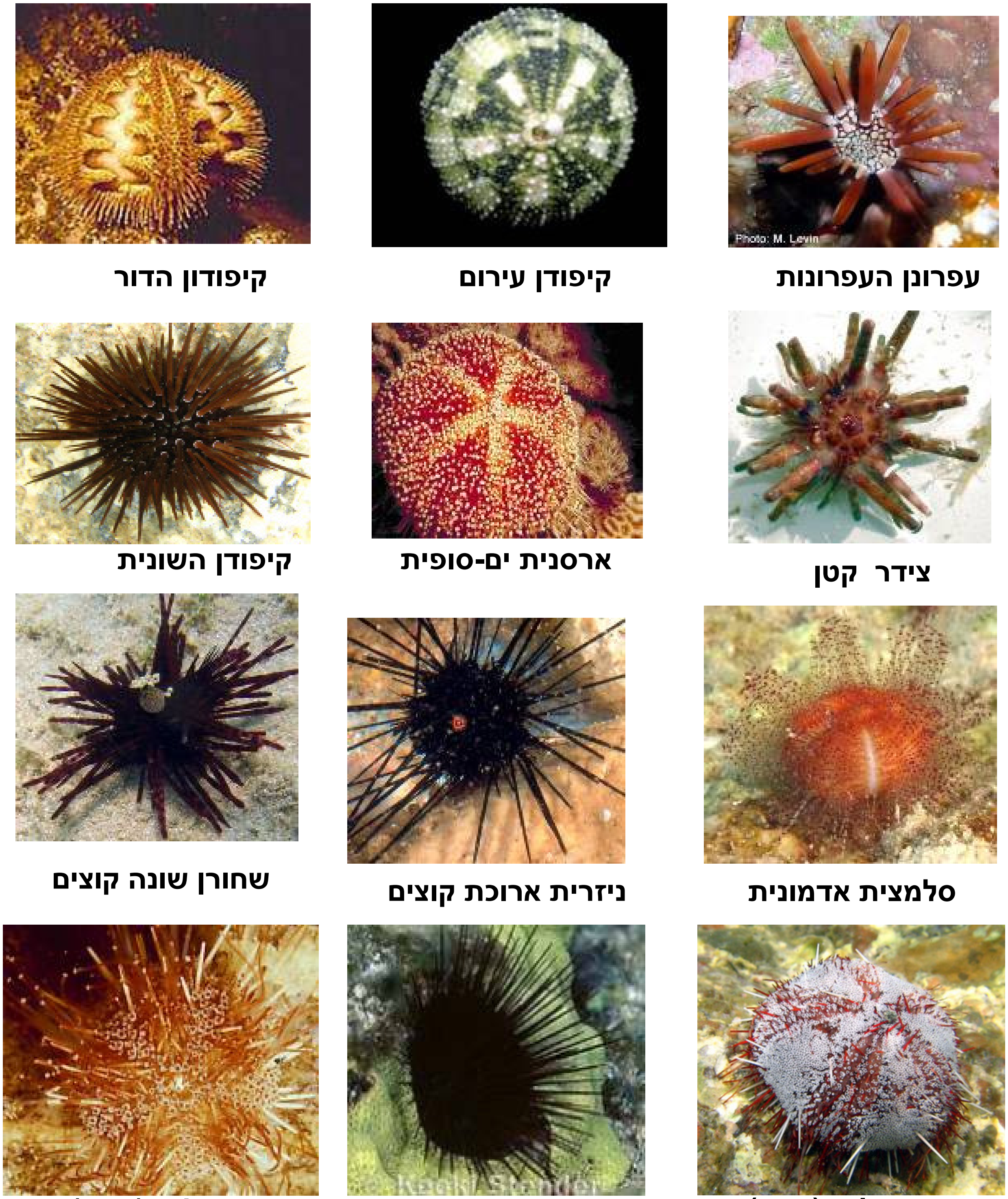


איור 17. (**א**) צדודית "הפוכה" כביכול של קיפוד-ים קודח באבן, בן הסוג **קודחן השונית** (*Echinostrephus*) - מימין, אשר חלקו הגבי (העליון כאן) משוטח והגחוני קמור, בהשוואה לקיפוד-ים נורמאלי - **קיפוד ים ערום** (*Nudechinus*) החי על מצע מוצק. (**ב**) סכמה המראה את צורת החיים של שני המינים. חצים מראים את כיוון המתיחה המוצע של רגלי המים (ציור מקורי).

יא. מגוון של קיפודי-ים רגולריים

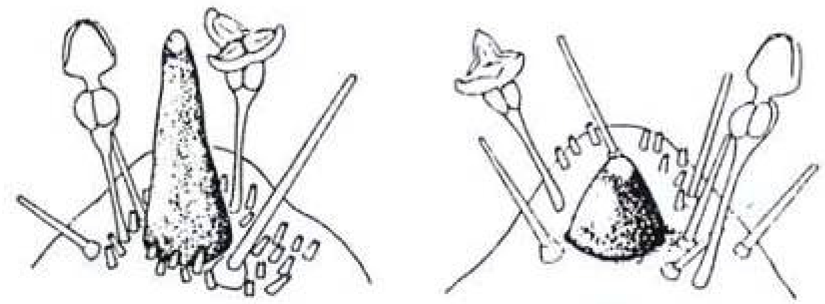
לא נקיף בסקירה זו אלא את המינים הנפוצים בחופינו, אך גם נתייחס לכמה מינים נדירים, המתייחדים במוזרותם (**איור 18**):

קוצי **שחורן שונה-קוצים** (*Echinothrix*), הגדול מהניזרית אך שחור כמותה, הם משני סוגים - ארוכים ועבים, שאינם דוקרים, וקצרים ודקים שדקירתם מכאיבה מאד. בעת סכנה, בשהותו בשטח פתוח, חשוף לסכנת טריפה, מפשק השחורן את קוצות קוציו הארוכים וחושף את הקוצים הדקים. גם הקוצְבַתים, שמלכתחילה נועדו למנוע התיישבות טפילי עור, הפכו אצל כמה מיני קיפודי-ים לנשק מגן, שהגיע לדרגת שכלול מפליאה. **לקיפוד-הים הארסי** (*Toxopneustes*), שהוא ממשפחת הקטיפנים, מין החי באוקיינוס ההודי קוצבתים ענקיים - עד 3-4 מ"מ - המכסים את כל גופו, ופגיעתם רעה. בים-סוף מייצג את המשפחה הזאת **קטיפן אילתי**, שקוצבתיו גדולים וצבעוניים. מגעם בעור גורם לצריבות קלות, אך מסוגל לגרום לרגישות בעלת אופי אלרגי. סוג ארסיות אחר מפגינה ה**ארסנית** (*Asthenosoma*). בצבעיה הבולטים, אדום-חום מנוקד בלבן - שיהיה בודאי מי שירצה לראות בם דגם של צבעי אזהרה - ושני סוגי קוציה, ארוכים וקצרים. הקוצים הארוכים רכים ולא-מסוכנים, אך הקוצים הקצרים מסתיימים בשלפוחיות ארס תפוחות שצבען לבן-כחלחל. כל מגע בקצה הקוץ מנקב את השלפוחית, ולדקירת הקוץ, שאיננה מזיקה לכשעצמה, מתלווה מנת ארס מכאיבה.



איור 18. מגוון של קיפודי ים רגולריים ממפרץ אילת (איורים: א. לדרמן, י. שלזינגר, א. קולורני, מ. לוין, K. Stander י. דפני

אם איתרע מזלך ונדקרת באחד מקוצי קיפוד-הים, השתדל לשלוף אך ורק את הקוצים שבדל-קצה להם מחוץ לעור. שליפת קוצי הניזרית או השחורן, הנעוצים עמוק בעור מיותרת, הן משום שהם נוטים להתמוסס בעור בתוך כמה ימים, והן משום ששליפה באמצעות מחט לא-סטרילית תגרום לזיהום, שמשך השפעתו ארוך יותר. רצוי, עם זאת, לרסק את הקוצים בעור באמצעות עיסוי חזק, ולהשרותו במים חמים או כהל, חרף הכאב הזמני הנגרם בכך. אם לא נגעו הקוצים בעצם או בתא-עצב כלשהו, יפוג הכאב מהר, והקוצים ייספגו בעור בתוך כמה ימים. להפגת הכאב נסה לקרר את האזור.
בעפרונן ובקיפודי-הים בני המשפחה הקדומה צידריים (Cidariidae) אין יעילות הקוצים מתבטאת בחודם, אלא משמשת לתנועה על הקרקע, כקביים, ולחיזוק עמידתם בפני טורפים. למינים האחרונים קוצים משני סוגים - ארוכים ועבים הבולטים בהיקפו, וקוצים קטנים יותר, שהם קצרים וקטומים, אך יוצרים משטח מרוצף, המונע מהטורף גישה אל השלד עצמו.
כאשר נשברים קוצי העפרונן מתגלים בהם קווי גידול - טבעות כהות על רקע בהיר יותר - המזכירות את הטבעות השנתיות שבעץ. יש הסבורים כי הטבעות נגרמות - כבגזעי העצים - על ידי שינויים עונתיים בקצב הגדילה, ולכן אפשר להסתייע בהם לאמוד את גיל החיה. לעומתם גורסים אחרים כי קווי הגידול אכן מסמנים שינויים בקצב הגדילה, אך נגרמים על ידי פגיעת טורף, חשיפה ליובש או כל גורם טראומתי אחר, שאין לו קשר ישיר לגילו של העפרונן.
הסוג האוקיאני **עפרונן-קטום** (***Colobocentrotus***) - שאיננו מצוי בים-סוף - החי בבתי-גידול מוכי גלים, הוא פחוס במידה קיצונית, ועטרת קוציו הקצרים והקטומים בקצותיהם מהווה חומת-מגן נגד הלמות הגלים. רק הקוצים שבהיקף הגוף, מ"קו המשווה" ומטה, ארוכים יותר ומגינים על רגלי-המים (**איור 65 ב'**).
חריג ביופיו בין קיפודי-הים הוא **קיפודון הדור** (***Microcyphus***), שיופיו טמון ב"קרחות" המלוות את התפר הזיגזגי שעל שלדו, ובדגם גיאומטרי המלוּוֶה בצירוף צבעים לא מצוי - חום, אפור, זהוב ולעתים אדום. מין זה אינו נפוץ, כיאות למין היחיד שאיננו צמחוני, אלא ניזון מבעלי-חיים קטנים ונייחים, כחוריריות, חי-טחביים ואצטלניות.



איור 19. הבדלים בין-זוויגיים בקיפוד-ים (הסוג **קטיפן**): ציור של אחת מהלוחיות המקיפות את פי הטבעת, לוחית גניטלית. ההבדל ניכר באורך הפטמית ממנה נפלטים הביצים והזרע - ארוכה בזכר (משמאל) וקצרה בנקבה. נראים גם קוצְבָּתים (מקור: Tahara ועמיתיו, 1958).

יב. רבייה והתפתחות עוברית

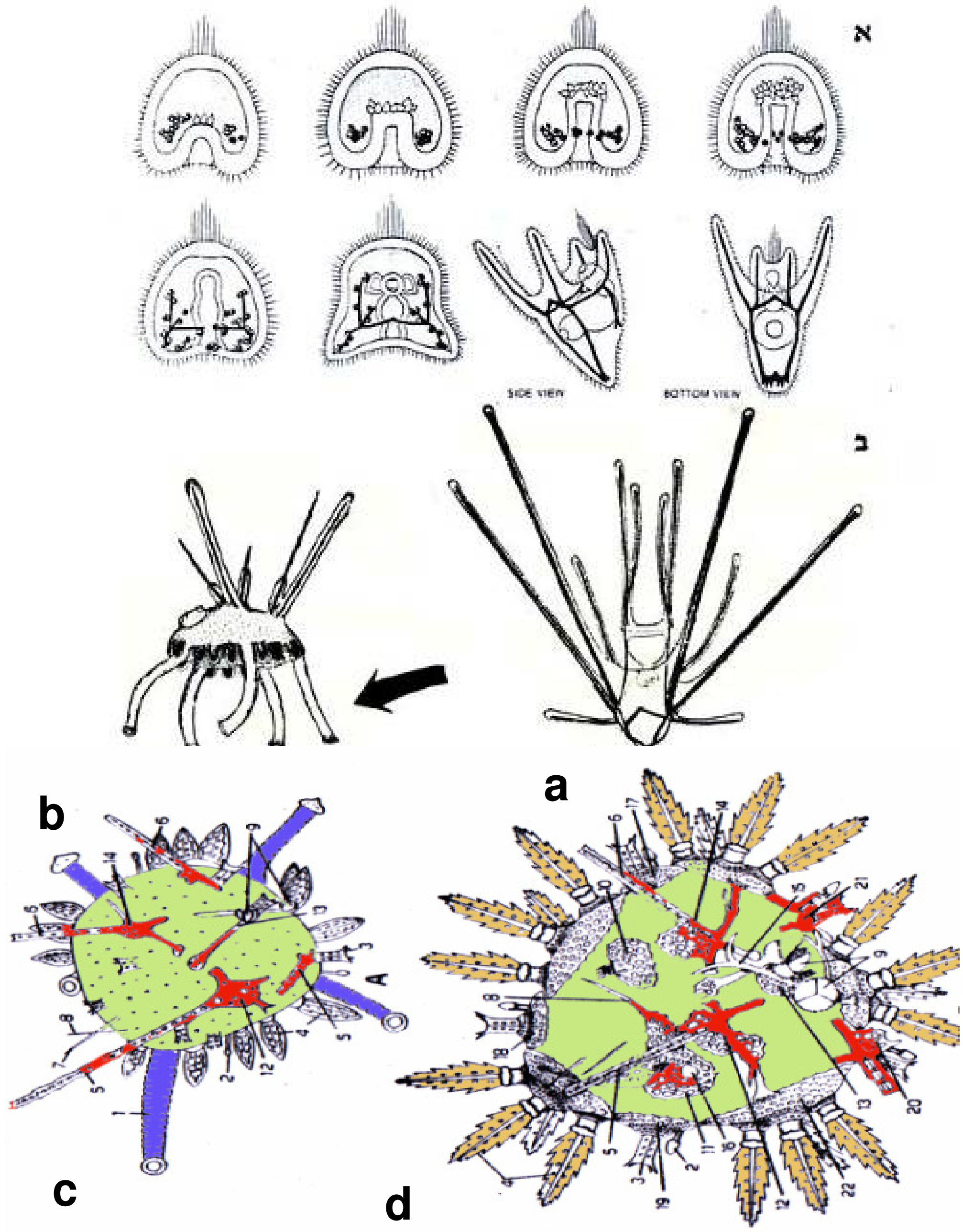
בלוטות הרבייה (גונדות) של קיפודי-ים נפתחות לפתחי הרבייה בקוטב העליון (**איור 19**) הזרקת תמיסת אשלגן-כלורי (KCl) בריכוז לא-גבוה לחלל הצֶלום, מגרה אותם להטלה. כמה דקות לאחר הזרקת הנוזל, מופיעים בפתחי ההטלה הביצים הורודות, או תאי הזרע הצהובים. ההטלה "מדבקת": עם הטלת הביצים מופרש חומר כימי המגרה את כל הפרטים -זכרים ונקבות - הנמצאים בקרבת מקום להצטרף להטלה, ובכך להגביר את סיכויי ההפריה. הביצה זעירה, קוטרה אינו עולה על 0.1 מ"מ, והיא חסרת חומרי תשמורת (הומולציטלית), מכאן שהעובר חייב להיזון כבר בשעות הראשונות לחייו. מהיעדר החלמון, ביצת קיפודי-הים היא כדורית מושלמת, ועל כן גם התחלקותה מושלמת - לשתיים, לארבע, לשמונה, ולששה-עשר חלקים (משום כך נוהגים להשתמש בביצים מופרות של קיפודי-ים בבתי-ספר להדגמת ההתחלקות וההתפתחות העוברית בבעלי-חיים).

בתום השלב הראשון נוצרת **בלסטולה**, שהינה כדור דמוי-תות. בשלב הבא נוצר שקע בבלסטולה - הוא הפה העוברי, והעובר עובר לשלב ה**גסטרולה**. בשלב זה מתחיל העובר (שכבר נקרא בשם **פגית** - larva בלעז) המצויד בריסים - שבעזרתם הוא מסוגל לשחות במים - להיזון, ומופיעים בו המחטים הראשונים של השלד העוברי, שבהמשך התהליך מקבל צורה אופיינית, הקרויה **פלוטאוס (איור 20 א')**. בשל העדר חומרי תשמורת להזנת העובר (חלמון) ביצי קיפוד-הים עגולות-כדוריות, והתפתחותן - ההתחלקות, המעבר משלב עוברי אחד לבא אחריו, והופעת "ניצני" השלד - גלויה לצופה בהם מבעד לעדשות המיקרוסקופ. על כן, נערכו הרבה מהניסויים הקלאסיים בגדילתם והתפתחות המוקדמת של יצורים חיים בביצי קיפוד-הים.

רביית המינים החיים בים -סוף ומפרציו נחקרה בשנות ה60- על ידי החוקר האמריקני **פירס** (Pearse, 1969-1970), שאף הישווה אותה לדגמי הרבייה באזורים אחרים של האוקינוס ההודי-שקט.

לכל מחלקת קווצי-עור פלוטאוס משלה, הנבדל מזה של מחלקות אחרות. בקיפודי-הים הוא קרוי **אכינו-פלוטאוס** (echinopluteus=פלוטאוס של קיפודי-ים), לו קוצים ארוכים, והינו בעל סימטריה דו-צדדית.   הפלוטאוס יכול להתקיים בצורתו זו חודשים ארוכים, ומשיבשלו התנאים המתאימים - טמפרטורת מים במידה הרצויה, קירבה למצע האבן שבקרבת החוף או נוכחות מצע מוצק אחר, ונוכחות או העדר סוגי מזון שונים, כמו ריכוזי חיידקים - יחל תהליך התמורה (מטמורפוזה) מהפגית לצורתו הכדורית (שלב ה**אכינוס** - echinus) **(איור 20 ב')**: קוצי הפלוטאוס נספגים בגוף, ומתפתחת צורה כדורית המגדלת קוצים משלה. כך הופך האכינוס בהדרגה לקיפוד-הים הבוגר כפי שאנו מכירים**.**

בכמה קיפודי-ים, כמו בסוג **ארסנית** (*Asthenosoma*, שמין אחד חי במפרץ אילת), ביפאן נמצאה התפתחות ישירה מהביצה הענקית (עד 1.2 מ"מ), המכילה חלבון רב, דרך שלב הגסטרולה לשלב הבוגר, ללא הופעת שלב הפלוטאוס (Amemiya & Tsuchia, 1979). גם במקרה ייחודי זה אין בכלל הפריה פנימית. כמעט בכל המקרים נעשית ההפריה בחברותא, כשהיא מוכתבת על ידי בשלות בלוטות הרבייה של הפרטים השונים, חום המים וגורם חיצוני הקשור במשטר התאורה (לילה, אור ירח וכו').

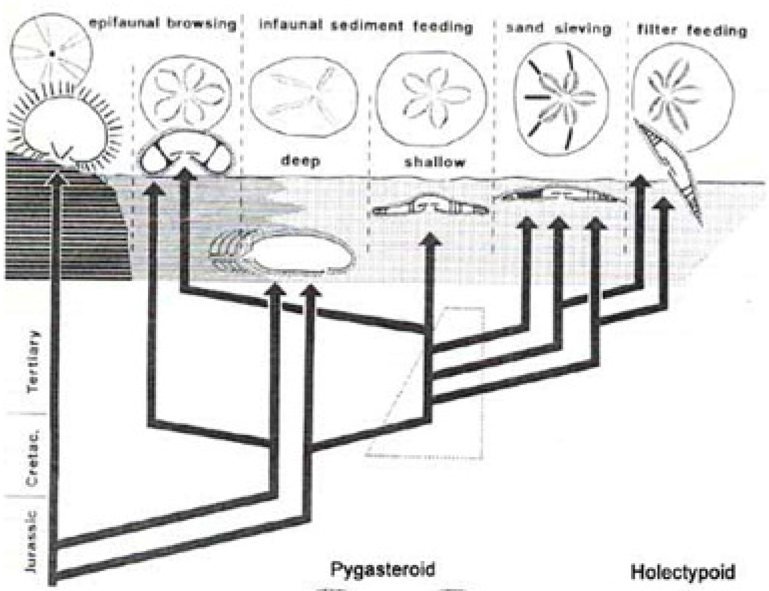


איור 20. פגית של קיפוד-ים רגולרי, ומטמורפוזה לשלב הבוגר. (**א**) התפתחות הפגית משלב הגסטרולה המוקדמת לשלב האכינו-פלוטאוס. בשחור - השקעת הגיר בשלד העוברי. (**ב**) תהליך המטמורפוזה - a - פגית בשלב הפלוטאוס, b - מעבר לשלב האכינוס, בו קיפוד-ים מראה את חמשת רגלי-המים הראשונות. הקוצים הראשונים הם רחבים ומופיעים ביניהן.;c - מבט-על על שלב ב' מראה את הופעת שורה אחת של קוצים עיקריים, ולוחיות השלד הראשונות ההולכות ומכסות את כל היקף הגוף, בעוד קוצי הפלוטאוס (באדום) בשלב התמוססות . d – תת-בוגר צעיר. לוחיות השלד מכסות בהדרגה את כל היקף הגוף, שבשלבים אלה הוא מעין כדור נוזלי המתעטף בלוחיות שלד. בשלב d נראים גם **קוּצְבָתים** (מעובד ע"פ מקורות שונים).

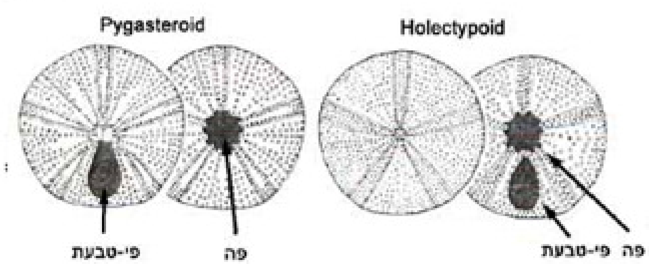
יג. המעבר לקיפודי-הים האירגולריים

קיפודי-הים האירגולריים הנה תת-מחלקה ניגודית למחלקת הרגולריים **(איור 21 א'-ב')**. שני טיפוסים מייצגים אותה (**א**) קיפודי-ים שטוחים הידועים בעולם האנגלו-סכסי כ"דולרים של חול" (sand dollars). דולרים משום צורת המטבע שלהם, עליה דגם מצוייר, וחול משום שהם נאספים על חופים של חול. שמם האנגלי מצטלצל גם בשמו העברי של הסוג הנפוץ - **מטבעון** (*Clypeaster*); ו-(**ב**) קיפודי-ים תפוחים, שמבנה גופם דמוי פלך, המותאמים לחיים ולתנועה יעילה בתוך החול. אלה מכונים בשם **"קיפודי-לב"**. ארבעה תהליכים ליוו את התפתחותה האבולוציונית של קבוצה מפותחת זו (Gordon, 1926):

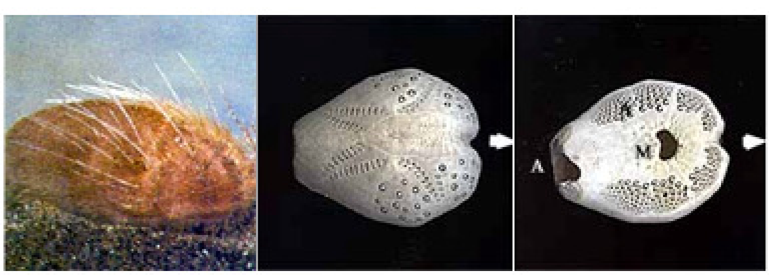
א



ב



ג



איור 21. (**א**) אבולוציה של קיפודי-ים מהמצב הרגיל-רגולרי (בני תת-מחלקת Regularia), חיים על פני המצע (שמאל), לאירגולריים החיים בתוך החול, מתקופת היורה ועד ימינו;
(**ב**) שני טיפוסי קיפודי-ים קדומים - Pygasteroid ו-Holectypoid מהעידן המזוזואי - המראים את שלבי התרחקות פי-הטבעת ממרכז הקוטב העליון בשמאלי ואת הגיעו לקרבת הקוטב התחתון לצד הפה, בימני
(**ג**) צילום חי ושלדי "קיפוד-הלב" **לובניה** (*Lovenia*), הנע בחול באמצעות קוציו הערוכים בצורה מיוחדת, ועושים תנועות שחייה בתוך החול. A- פי טבעת M – פה.
(מקורות: א' - Seilacher, 1979; ב' Smith,1984. ו – **ג** ע. שוב, ומקוריות).

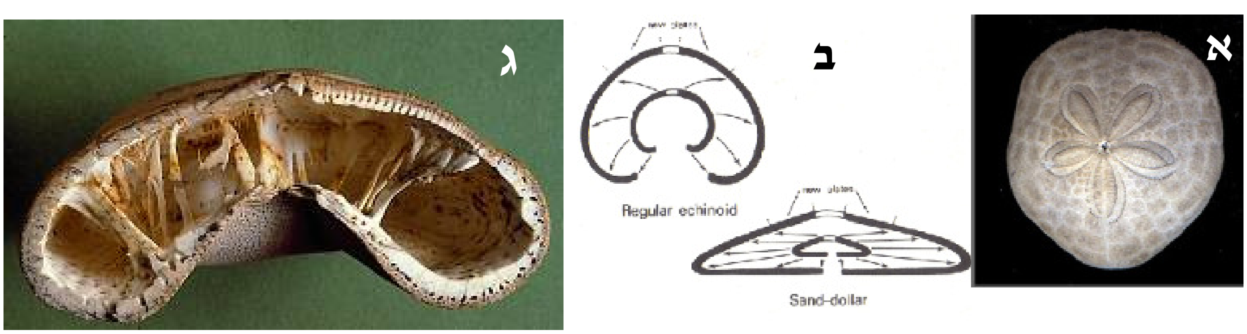
1. נדידת פי הטבעת

בבני קבוצה זו "נדד" פי הטבעת מעמדתו ה"רגילה", בקוטב העליון של כדור השלד, לעברו התחתי של הגוף, ובהמשך אף עבר לאחורי הגוף, לצד המנוגד לכיוון התנועה. במקביל נע הפה קדימה. כך הפכה הסימטריה העגולה, האופיינית לקיפודי-הים ה"רגולריים", לסימטריה דו-צדדית, כלומר קיים ציר סימטריה אחד, העובר בין הפה ופי הטבעת **(איור 21 ג')**.

2. ירידה לחיים בחול, ותנועה בתוכו

במקרה כזה - של יצור המוגן על ידי החול המכסה אותם - איבדו הקוצים חשיבותם בהגנת הגוף, והוטלה עליהם משימה חדשה - תנועה בחול. נזכור לרגע: "רגל-המים" דורשת מצע מוצק להיצמד אליו כדי למשוך את הגוף אחריה, לכן בחול אין לה שימוש. כאן ניתן להתקדם או בהתחפרות במצע הרך, או בצעידה על פניו באמצעות קוצים, המהווים "קביים". במינים אלה החליפו הקוצים את רגלי-המים כאיבר תנועה עיקרי. על החול משמשים הקוצים כקביים, ובמינים מתחפרים אפילו הפכו ל"משוטים" והם מורחבים בקצותיהם, כמשוטי סירה. הם חגים בתנועה מתואמת, חצי-מעגלית, קדימה ואחורה, דוחפים את החול ומניעים את הגוף קדימה. התפתחות זו של הקוצים נעשתה בכמה שלבים: תחילה שקע בסיס הקוץ, שבקיפודי-הים הרגולריים הינו בליטה מעוגלת, אל תוך השלד, ביוצרו גומה עגולה. בשלב הבא, בקיפודי-הים האירגולריים, שרובם ככולם שוכני קרקע חולית ונעים בה, הקוצים הנושאים בעול התנועה קיבלה גומת הקוץ צורת סהרון, ותנועת הקוץ הוגבלה לקשת שכיוונה הכללי אופקי. שריר בסיס הקוץ, המשמש להטיית הקוץ באופן כללי, הפך לשריר המפעיל את תנועות השחייה. גם הקוץ עצמו עבר שינויים: מהצורה הארוכה והחדה של קוצי הניזרית, דרך הקוצים הקצרים והקהים של קוצי הקטיפן ודומיו, הפך לקוץ כפוף שהוא כאמור פחוס משני עבריו, מה שמייעל מאד את פעולת הדחיפה-שיוט. תנועתו של קוץ-המשוט אף היא כתנועת המשוט בסירה. בתנועתו קדימה הוא מחליק בלא התנגדות בין גרגרי החול, ואילו התנועה אחורנית יעילה, ודוחפת בחזקה את הגוף קדימה.

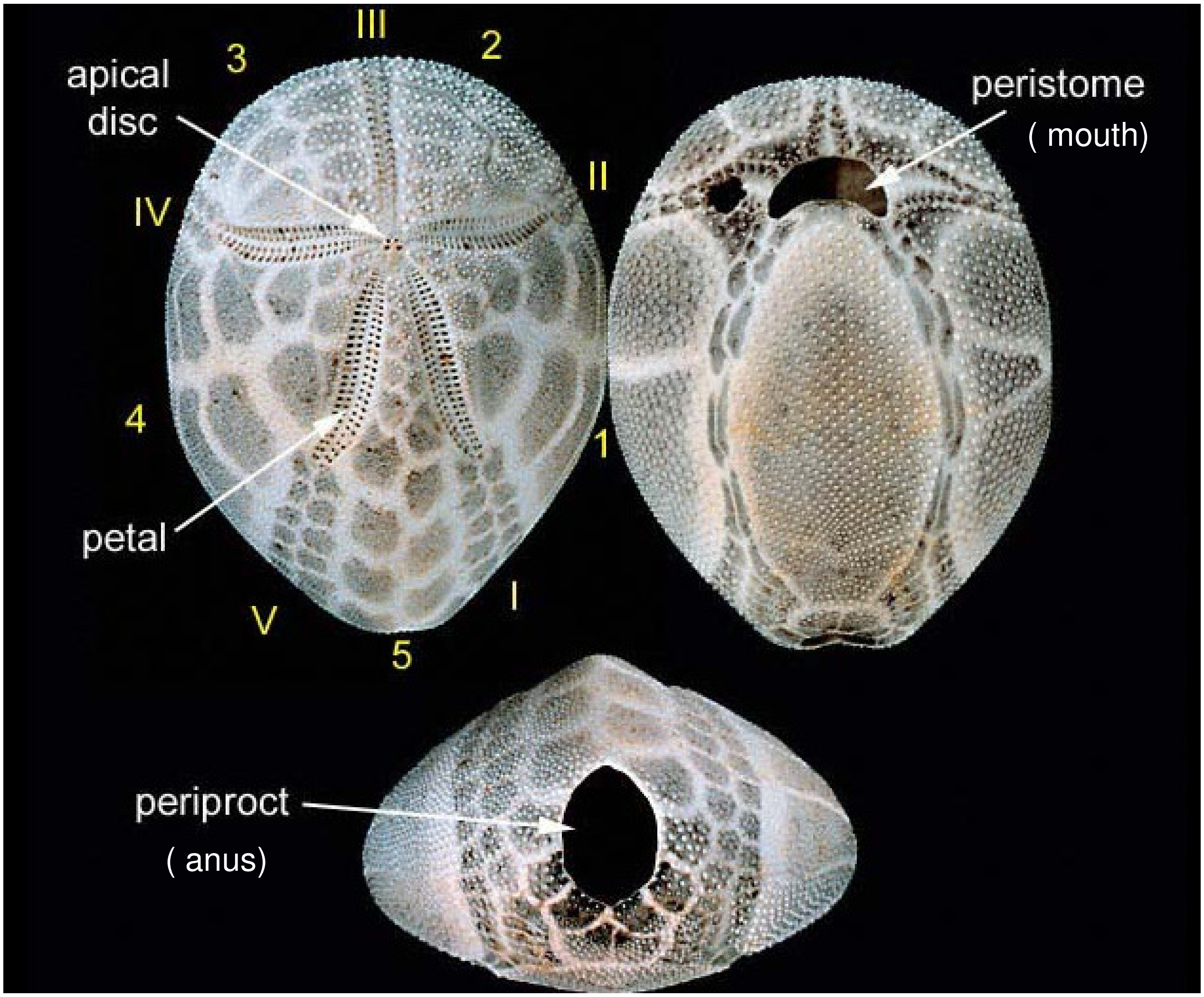
התאמתם לשחייה בחול, בתנועת משוטים, "דרשה" גם עיצוב הידרודינמי של השלד, לתנועה מהירה בהתנגדות מזערית. החוקר טלפורד (Telford, 1981) שיער כי השלד הקמור של המטבעונים יוצר בעת התנועה כוח עילוי (הנובע מלחץ שלילי בחלקו העליון, הדומה ל"אפקט הכנף הקמורה" בכנף המטוס) המונע שקיעת השלד בעת התנועה. במינים השונים מופיעות גומות ומגרעות בשולי השלד, שאף הן מסייעות לתנועה בחול. עובדה מעניינת היא שבקיפודי-הים האירגולריים, משתנות הלוחיות באופן קיצוני – העליונות ממשיכות להיווסף ו"לרדת" מטה, אך מתחת לקו האמצע, מספר הלוחיות מוקפא, והן גדלות מבלי לנוע. כתוצאה מכך, נוצרים עמודי תמיכה בחלל הצלום (**איור 22 ב'**).



איור 22. קיפודי-ים אירגולריים: (**א**) ב**מטבעון** (*Clypeaster*) מערכת המים יוצרת "כותרת" ומשמשת אבר נשימה; (**ב**) קיפוד-לב המראה קווי גידול בהירים-כהים ו- (**ג**) "עמודים" שנוצרו בתוך חלל הגוף, (ראו לעיל)

3. "רגלי-המים" כאיבר נשימה

נקבי רגלי-המים שבחלק העליון של הגוף הסתדרו בסידור מחומש, שהוא כפרח מחומש עלי כותרת (ולא בכדי הוא קרוי petaloid = "פרח-כותרתי") (**איור 22 א, 23**). רגלי-המים היוצאות מנקבים אלה, חסרות כפתורי הצמדה, משמשות כזימים. רגלי-המים ה"גחוניים" הותאמו לליקוט מזון. קצותיהן מורחבות והן מפרישות ריר המצמית את החלקיקים האורגניים, להעבירם אל הפה.



איור 23. שלד קיפוד-ים אירגולרי (סדרת קיפודי הלב), משלושה מבטים: **מבט עילי** (שמאל), **תחתי** (ימין) **ומבט אחורי** מצד פי הטבעת (פריפרוקט בלעז). שימו לב לגודלם היחסי של הלוחיות התחתיות שהגדולה בהם נקראת **פלסטרון**. בצילום אפשר להבחין בקווי גידול בהירים סביב החלק הכהה, ה"קדום יותר" של הלוחיות (מקור: אתר הזיהוי של המוזיאון הבריטי). .

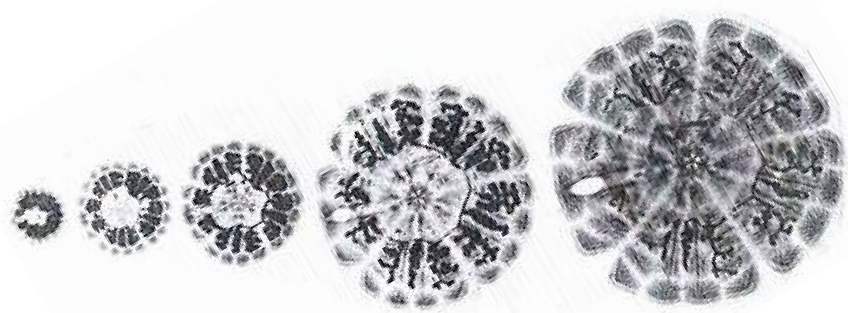
4. שינויים במערכת העיכול

מערכת העיכול עברה הסבה מכרסום אצות לעיכול חומר אורגני המצוי בחול. במטבעון נעשה "פנס אריסטו" שטוח כמעט, כשתפקידו לרסק קונכיות. בסידרת קיפודי הלב התנוון ה"פנס" ונעלם לרוב.

יד. תופעות ייחודיות

תופעה מיוחדת במינה שנצפתה בקיפודי-ים אירגולריים בעיקר בסוגים **לבב** ו**בריסון** (***Echinocardium, Brissopsis***) החיים בחוף הים התיכון) היא אגירת ברזל ברקמת החיבור שלהם. לא פחות מוזרה צבירת המחצב מגנטיט בשלדי המטבעונים (**איור 24**). כמרומז בשמו, מינרל ברזלי אחרון זה מגלה תכונות מגנטיות, נמשך למגנט ומושך אליו מתכות. בתחילה סברו שמגנטיות זו משמשת לניווט בחול (בעקבות הגילוי שחיידקים מסוימים עושים זאת, בנצלם לשם כך את שדה המגנטיות של הארץ), אך הסתבר שהוא ממלא תפקיד יותר "ארצי" - המינרל הכבד מצטבר בשלד המטבעונים הצעירים החיים באזור המשברים, ובשל כובדו משמש להם "משקולת", לייצבם במקומם כנגד תנועתם הסוחפת של הגלים והחול. בדרום ארה"ב משמשים המטבעונים - הקרויים כאמור "דולרים של חול" - כקישוט מקובל, ושם מחקים את צורתו בעדיים העשויים מזהב או מכסף, השווים הרבה דולרים.

קיפוד הלב הנפוץ בים אילת, ומתייחד בין בני משפחתו באורך קוציו, הוא **לובניה מאורכת** (***Lovenia elongata***) (**איור 21 ג'**). מין קטן זה שאינו עולה על 5 ס"מ, הוא זריז-התחפרות הנע בחול במהירות (Ferber & Lawrence, 1976). אפשר לזהות את התלמים שהוא חורש על פני החול. קוציו הארוכים נראים כעין פרווה האופפת אותו, והם חדים למגע ומכאיבים. מין אחר, הגדול מכולם, הוא **מטליה גחונית** (***Metalia sternalis***) (**איור 22 ג'**) המגיע ל-18 ס"מ, שקונכייתו המוצקת והיפהפייה מתגלה לעתים על החול הלבן בעומק 5-10 מ'. נדיר יותר הוא **גבנונן שקוע** (*Paraster gibberulus*), הניכר בצורתו הלא-עגולה והשקע העמוק לאורך חלקו הגבי. הקטן באירגולריים הוא **חלוקית זעירה** (***Echinocyamus crispus***) שגודלו הממוצע הוא כ-0.5 ס"מ, והוא נמצא בעיקר בין גרגרי החול המועלים מעומק הים.



איור 24. אגירת המינרל מגנטיט, האטום למעבר קרני האור, בצילום רנטגן של שלדי מטבעון, בגדלים שונים. הבוגרים, המעמיקים חפור בכוחות עצמם שוב אינם נזקקים ל"חגורת המשקלות" (מקור: Seilacher, 1979).

צבירת חומר מגנטי לשמש "חגורת משקלות" נגד עקירה על ידי הגלים

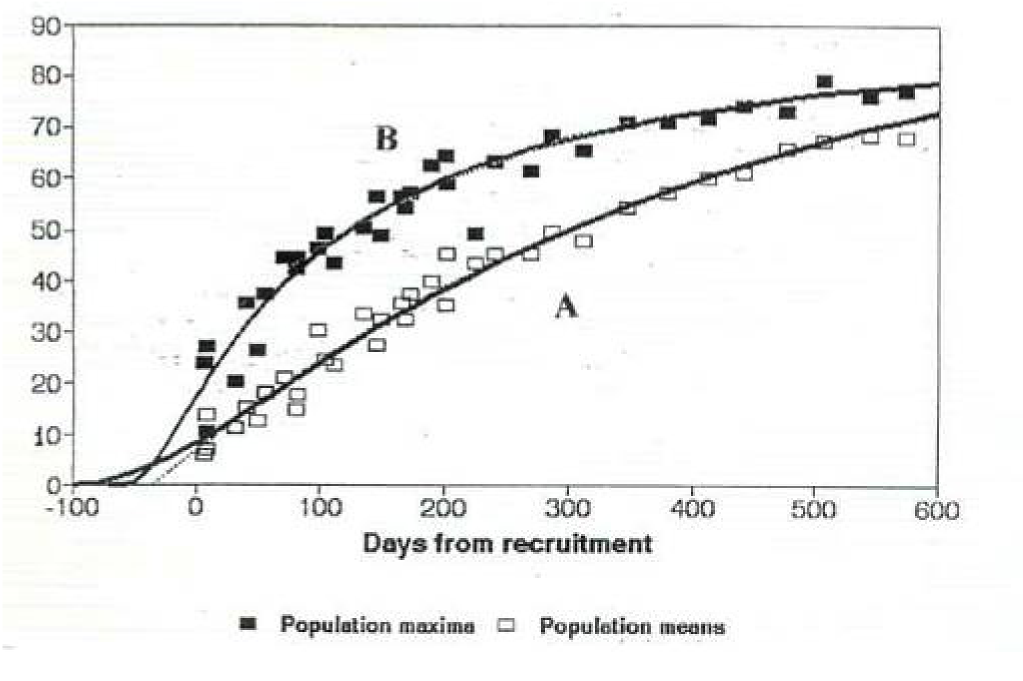
4. שינויים במערכת העיכול

מערכת העיכול עברה הסבה מכרסום אצות לעיכול חומר אורגני המצוי בחול. במטבעון נעשה "פנס אריסטו" שטוח כמעט, כשתפקידו לרסק קונכיות. בסידרת קיפודי הלב התנוון ה"פנס" ונעלם לרוב.

טו. הגדילה וקצביה

קיפודי-ים מתיישבים על הקרקע כשהם בגודל 3-2 מ"מ, לאחר שעברו התמרה (מטמורפוזה). קצב הגדילה תלוי במקורות המזון העומדים לרשותם, ובמידת יכולתם לנצלם. בתנאים מיטביים הולך השלד וגדל בהתמדה ובהדרגה הולך קצב הגדילה ויורד, עד להתייצבו כמעט, ביוצרו עקומת גדילה "סיגמואידית" (כצורת האות S, **איור 25**). בתנאים מגבילים - חוסר מזון בעיקר - קטן מאד קצב הגדילה, ולעתים נשארים הפרטים הרעבים ננסיים. בכמה מקרים רשם החוקר אברט (-Ebert, 1967 1980) "**גדילה שלילית**", דהיינו קיפודי-הים קטנו בממדיהם והעלה השערה לפיה הדבר נובע מכך שקיפוד-הים ממיס חלקים משלדו, כדי להעתיק את החומרים ומשאבי האנרגיה לתגבור חלקי הגוף שאי אפשר להתקיים בלעדיהם, כמו "פנס אריסטו" ומרכיבי המעי. לימים סתר את הממצא הזה. ובכל זאת, בתנאי מצוקה כאלה נמצאו קיפודי-ים עם לסתות גדולות יחסית לפרטים שניזונו היטב, ובהשוואה לחלקי הגוף האחרים.

בהיעדר טורף או תאונה, קיפוד-ים אינו מראה סימני זיקנה ויכול להגיע לגיל מאה (Ebert, 2008)



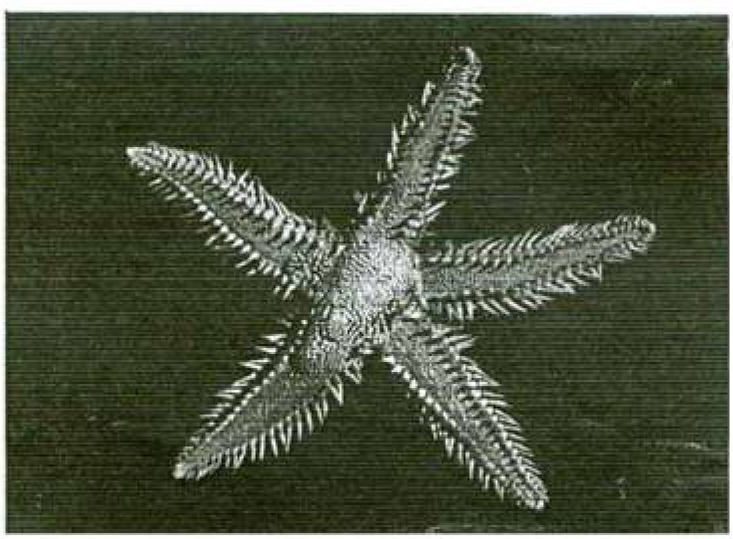
איור 25. עקומת גדילה "סיגמואידית" (בצורת S) באוכלוסייה טבעית של קטיפן אילתי. הקוטר במ"מ לגיל, הנמדד מיום הופעתם הראשונה בשטח. מרובעים חלולים וקו-גדילה A - ממוצעי כלל האוכלוסייה; מרובעים מלאים וקו-גדילה B - הפרטים הגדולים ביותר בכל אחד ממועדי הדגימה, המייצגים את קצב הגדילה המרבי של האוכלוסיה. הנתונים הגולמיים, התפלגות הגדלים בזמנים השונים, מופיעים באיור 65 א' (מקור: Dafni, 1992).

4. קווצי עור אחרים:

א. כוכבי-ים ונחשוני-ים: דמיון והבדל

למראית עין, אין כמעט הבדל בין כוכב-הים המחומש לרוב, לבין נחשון-הים שמספר זרועותיו דומה, וההבחנה ביניהם אינה תמיד קלה. עם זאת, ההבדלים האנטומיים והשוני באורחות חייהם גדולים מהדמיון השטחי. ראשית, זרועות נחשון-הים. שילדן של אלה עשוי "חוליות" מוצקות אך גמישות בפרקים שביניהן, והן ניתנות בקלות להבדלה מהדיסקה המרכזית, המכוסה לרוב לוחות-שריון קשות. בכוכבי-הים, לעומתם, הזרועות הן המשך אורגני לחלק המרכזי של הגוף, וקשה לקבוע בודאות היכן מסתיים זה ומתחיל האחר. אם בכוכבי-הים לקיבה סעיפים הפולשים אל הזרועות, שונה הדבר בנחשון-הים.

הבדל שני ומשמעותי מאד, הוא באורח תזונתם: כוכבי-הים הם בעלי-חיים טורפים, המסוגלים להתגבר בלא קושי על יצורים גדולים מהם עשרות מונים (**איור 25**) ככאלה הם מצוידים באיברי-חוש חדים יותר, והבולט בהם - עיניים, או ליתר דיוק "כריות אופטיות", ציבורי תאים רגישים לאור שבקצות הזרועות. נחשוני-הים, לעומתם, אינם טורפים. הם ניזונים בעיקר מלקט פירורים ממוצא אורגני, פגרי בעלי-חיים או צמחים, או חומרים אורגניים שנפלטו בצואתם של אחרים. יש מינים המשוטטים על המצע, ומלקטים ממנו באמצעות רגלי-המים חסרות הכפתור, ואחרים, ובעיקר המין **כריתנית (=נחשון-ים נדלי)** (***Ophiocoma scolopendrina***), פורשים את זרועותיהם מול המים העולים בעת הגיאות, בסורקם מעל פניהם, את חלקיקי המזון הצפים (**איור 36**). סוגים אחרים, כ**נחשונית סיכנית** (***Ophiothrix***), הנם דיירי-קבע על אלמוגי-אבן או אלמוגים רכים (ריפיונאים), וניזונים מסריקת שטח גופם החיצוני. תכונה מיוחדת נוספת, המשותפת לכוכבי-ים מעטים ולנחשוני-ים היא ניתוק מרצון של זרועות. מסתבר שגם זו הנה תוצאה של ריכוך רקמת הקולגן הנענית ללחץ תוך כיווץ שרירים מנוגדים.



איור 26. כוכב-הים **דורבני** (***Astropecten***) הבולע את קרבנותיו על כרעיהם. באיור, פרט תפוח במרכזו מבליעת חלזון על קונכייתו (מקור - Clark, 1962).

ב. כוכבי-ים: טריפה חוץ-גופית

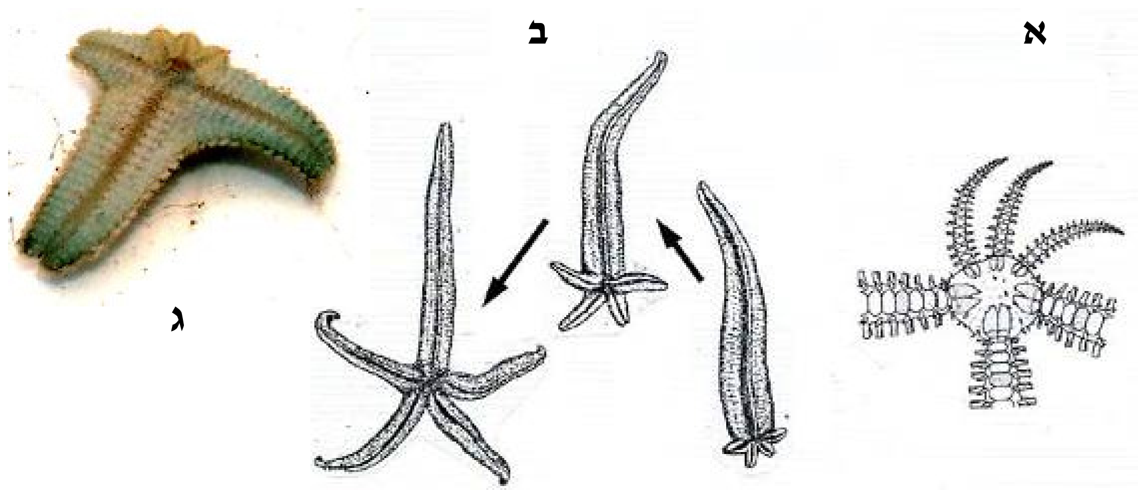
חרף מראם ה"פלגמטי" - יצורים שכל גופם מורכב מחמש או יותר זרועות, ה"נמרחות" על גבי המצע או זוחלות עליו לאיטן - כוכבי-הים הם יצורים גמישים, ומוצקים על פי דרכם. כקיפודי-הים עשוי גם שילדם לוחיות גיר, אלא שהן טבועות ברקמת חיבור סמיכה, המקנה לגופם גמישות מרבית. מנהגם לגחון למשך שעות ארוכות מעל לטרפם - צדפה שנעלה עצמה בקונכייתה או אלמוג שהתכווץ לתוך גביע האבן שלו - דורש כוח ניכר ובעיקר התמדה. אילו נזקק היה כוכב-הים לשריריו בלבד לצורך זה, הייתה נדרשת לכך אנרגיה מרובה, מעבר למה שיכול כוכב-הים לגייס ממקורותיו (Eylers, 1976). לפיכך ציידה אותו האבולוציה ב"פטנט" מיוחד - הקולגן שונה הצמיגות. רקמת החיבור שבעורו מסוגלת להתקשח כהרף עין, על פי פקודה ממערכת העצבים, בתגובה על גירוי חיצוני. ברצותו להרפות אחיזתו או לנוע ממקום עומדו, מרפה כוכב-הים באחת את רקמת הקולגן. אזי נענה גופו בקלות לשריריו.

כוכבי-ים מסוימים בולעים חלזונות וצדפות על קרביהם וכרעיהם. לאחר עיכול הרקמה האורגנית הם פולטים את הקונכיות דרך הפה (שכן נעדרי פי-טבעת הם), אל קרקע הים **(איור 26).**

ג. רגנרציה כאורח חיים

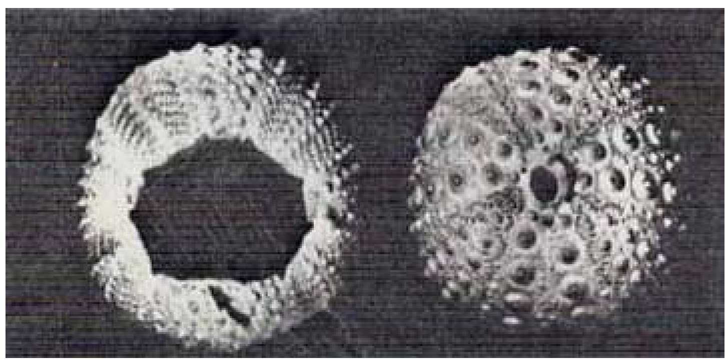
כוכבי-ים ניחנו בכושר המדהים לשחזר עד 80% מנפח גופם אחרי קיטוע (4 מכלל 5 הזרועות). נחשוני-ים אינם נופלים מהם ביכולתם לשקם איברי-גוף פגועים. אם נצרף תכונה זו ליכולתם לקטוע זרועות מרצון, הרי לנו דרך התרבות נוספת על הרבייה הזוויגית (מינית). למעשה הפכו מיני כוכבי-ים ונחשוני-ים מעטים תכונה זאת, שנועדה לשקמם אחרי תאונה, לאמצעי רבייה אל-זוויגית. כמה מהם מתרבים בעונה אחת, ברבייה זוויגית, ואילו בעונה אחרת, או בתנאים אקולוגיים שונים, הם מתרבים ברביית קיטוע. התופעה בולטת אצל כוכבי-הים מהסוג **כוכבית** *(Asterina)*, שבאוכלוסיותיהם נמצא לעתים יותר פרטים חצויים או קטועים מאשר פרטים שלמים.

נחשון-הים **נחשונית רבת-קוצים** *(Ophiactis savignyi)*, המיישם מנהג רבייה כזה, נבדל מנחשוני-ים אחרים בהיות לו שש זרועות בדרך כלל. כאשר נקטע, בתהליך זה, גופו במרכזו נותרות בכל מחצית של דיסקת גופו המקורית שלוש זרועות, ואת החסרות ישחזר, באמצעות "נביטת" ניצני זרועות, ההולכות וגדלות עד שתגענה לגודלן של האחרות - אמצעי "חוקי" להכפלה עצמית **(איור 27 א').**



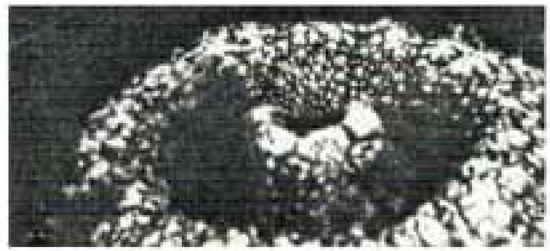
איור 27. נחשוני-ים וכוכבי-ים ברגנרציה. (**א**) **נחשונית** (***Ophiocoma savignyi***) שחציו עבר רגנרציה (מקור - Clark, 1962); (**ב**) שיקום כוכב-ים שלם מזרוע אחת ב**שביטית** (***Linckia***), ו-(**ג**) כוכבית שעברה קיטוע והיא מצמיחה זרועות חדשות (מקורות שונים).

רבייה אל-זוויגית באמצעות קיטוע מוגבלת בדרך כלל לכוכבי-ים ונחשוני-ים קטנים. מינים גדולים יכולים לכל היותר לשקם זרועות שנקטעו. לצורך תהליך הרגנרציה - כך נקרא תהליך שיקום החלקים שנפגעו - חייב להוותר כנראה החלק המרכזי המכיל את מרכז העצבים ומערכת "רגלי-המים", אולם, במקרים קיצוניים - כמו בכוכב-הים **שביטית** (*Linckia*) - די בבדל זרוע אחת כדי לשחזר את כל הגוף כולו. למעשה מתפרקת השביטית לחמש זרועות שוות, וכל אחת מהן מחזירה לעצמה את האיברים החסרים - את הפה, מערכת רגלי-מים, זרועות ומערכת העיכול והעצבים. תחילה מוצאים אנו זרוע יחידה, שקצהה הקטוע מכווץ, ובתוך שבועות ספורים משוקם החלק המרכזי ומופיעים עליו ניצני זרועות. בשלב זה מתגלה לעינינו זרוע אחת ארוכה וארבעה (או יותר) זרועות קצרצרות, מראה המזכיר ציור של כוכב-שביט. זהו גם פשר שמם בעברית (**איור 26 ב'**).
תכונת הרגנרציה אינה מוגבלת לכוכבי-ים ולנחשוני-הים. מלפפוני-ים מסוימים מסוגלים לפלוט את מעיהם, או להיחצות לשנים מרצון, ולשקם במהירות את החסר. בקיפודי-ים השחזור של חלקי גוף חסרים מוגבל על ידי ההכרח לשמור על מבנה השלד ההיקפי. עם זאת, פגיעות בפני השטח ולעתים אף קיטוע של סקטורים שלמים של גופם, ניתנים לשחזור מוגבל. תופעת ה"סימטריה המרובעת" - קיפודי-ים שלהם ארבעה טורי רגלי-המים, לעומת הסימטריה המחומשת הנורמאלית - קשורה ברוב המקרים ברגנרציה לאחר פגיעה. באותם מקרים בהם אפשר לזהות את החלק שנפגע ושוחזר, אפשר להווכח בנקל שהוא נובע מפגיעה פיזית - ניקור על ידי ציפור, או ניוון של אחד מהרדיוסים האמבולקרליים - בשלב מוקדם של התפתחות הבוגר, שנרפאה תוך כדי ויתור על חמישית מגוף החיה (**איור 27**).



איור 28. קיפודי-ים "מרובעים", מהצד הגבי והגחוני. למעלה: סיבת העיוות – פגיעה מוקדמת באחד מטורי מערכת רגלי המים. קיפודי-ים אלה מתאפיינים לרוב ב"פנס אריסטו" מחומש לסתות. בשורה התחתונה: מרובעים גנטיים (סיבה אפשרית: עיוות בגדילה – גם פנס אריסטו מרובע) (צילומים מקוריים).

איור 29. כיסי דגירה בקיפודי-ים. (**למטה**) קיפוד-הים הרגולרי הנכחד ***Paradoxechinus*** עם שקע גבי שנוצר משקיעת חלקו העליון של השלד, כנראה כהתאמה להחזקת הביצים; (**משמאל**) קיפוד-ים אירגולרי בן ימינו, מהסוג ***Abatus***, המראה דגם של חמש גומות שקעים, המשמשים לדגירה.



אף שהטלת הביצים למים והפרייתם החיצונית, תוך ציפה בחלל המים, הנה הכלל ברביית קווצי-העור, מוצאים אצל קיפודי-ים בעיקר הסתגלויות לתנאי דחק, המתבטאות בהטלת ביצים על גוף הנקבה, או שמירתן בקפלי עור, בשקעים או בין קוצי הגב. לעתים מוצאים את הקיפודונים הזעירים בסבך הקוצים שבקרבת פיה של האם. הטיפול בצאצאים מופיע בעיקר בנסיבות בהן יש צורך להגן על העוברים בפני תנאי סביבה קשים - באזורים הארקטיים ובבתי גידול חשופים לעקה סביבתית. באותם מקרים פוסח הצאצא על השלב העוברי-פלנקטוני ומהביצה מתפתח ישירות בוגר (ראה דוגמת הארסנית (**עמוד 27**, לעיל). בקיפוד-ים, החי בדרום יבשת אמריקה וחוף אנטארקטיקה, מופיעים כיסי דגירה מיוחדים בחלקו הגבי של השלד **(איור 28)**, ובהם מתפתחות הביצים ישירות לקיפודי-ים בוגרים המסוגלים לעזוב את המחסה ולזחול אל בית הגידול החולי, המחסה הקרוב ביותר.

קוצי קיפודי ים כבית גידול לדגי אלמוגים ליליים המוצאים בהם מחסה מטורפים בשעות היום, ויומיים החוסים ביניהם בחשיכה.

ד. מקרה הכוכבן הקוצני: *אימת האלמוגים*

עד שנת 1966 לא ייחסו חשיבות רבה לתפקיד שממלאים כוכבי-הים בטבע, אף שהוכחות למכביר נאספו על השפעתם כטורפים בבריכות לגידול צדפות. באותה שנה פורסמה בירחון, המוצא לאור על ידי המוזיאון לטבע באוסטרליה, רשימה ובה דיווח על התרבות מדאיגה של כוכב-ים גדול, הטורף וממית את מושבות האלמוגים בשונית הגדולה של אוסטרליה. בעקבות המאמר החלו להגיע אל מרכזי הציביליזציה "בשורות איוב" מכל עברי הים הטרופי, מאיי גואם, מאלזיה, בורנאו, פיג'י, פלאו ואוסטרליה, שבישרו את תחילתו של עידן מטורף במחקר הים - הנסיון להתמודד עם תופעה בלתי צפויה - הרס שוניות האלמוגים הטרופיות. בהכירם בחשיבות ההגנה שמקנות השוניות לרצועת החוף מפני פעולתם ההרסנית של הגלים, חזו הפסימיסטים - שראו בתופעה "יום הדין" של השוניות - בדמיונם תסריט לפיו עקב מות האלמוגים ייפגע החוף בהדרגה על ידי הגלים, עם נזקים משמעותיים ליישובי אדם שעליו. גם האופטימיסטים התקשו לעכל את הידיעה המאיימת. השאלה שניסרה בחלל האוויר היא מהו הגורם לכוכבי-הים להתרבות כל כך, וכיצד ניתן לעצרם. במעבדות המחקר הימי החל מחקר נמרץ באורח החיים של כוכבי-הים וזיקתם לאלמוגי השונית, והניסיון לגלות מיהם טורפיהם הפוטנציאליים. במקביל נערכו החוקרים למבצעים חסרי-תקדים, שנועדו לעצור את התפשטות כוכבי-הים הטורפים במצעדם המאיים. מיהו היצור הזה, המתיישב על גוש אלמוגים ואוכלו מבלי להכניסו אל תוך פיהו, והיכול לאיים על שוניות שלמות?

איור 30. כוכבן קוצני: (**א**) ימין למעלה - כוכבן בוגר הגוחן על טרפו, (**ב**) שמאל למעלה - צעיר כוכבן (מוגדל); (**ג**) למטה מימין - החלזון **חצוצרה אצילה** טורף כוכב-ים (גרגירן) ו-(**ד**) הסרטן טורף הכוכבנים **קישוטית המניפות.** (צילום, לפי אותו סדר: א. לדרמן ; י. דפני; ד. ורד; א. דיאמנט)

כוכבן קוצני (*Acanthaster planci*) נפוץ בכל רחבי האוקיינוס ההודי והאוקיינוס השקט. קוטרו מגיע לכדי 60 ס"מ, ולו בין 12 ל18- זרועות, המכוסות - כגוף כולו - בקוצים ארוכים (עד 3 ס"מ), עבים ודוקרנים **(איור 30 א').** בים-סוף אינו נדיר, אך רק לעתים רחוקות ייראה בשעות היום, ועיקר פעילותו בשעות החשכה. בלילות הוא נע על גבי השוניות באמצעות רגלי-המים, ואילו בשעות היום יסתתר בצלו של אלמוג או בכוך אפל. מהעדר עיניים אמיתיות - יש לו איברי חוש הרגישים במידת מה לאור - יזהה את טרפו, אלמוגי אבן, באמצעות איבר חוש כימי, וריח הנפרש מנוזלי גופם של האלמוגים מעורר בו את יצר הטריפה. משום מה מבכר הוא את אלמוגי השיח המסועפים על פני האלמוגים הגושיים. מסבירים זאת ביכולתו להיאחז בהם כנגד הסחיפה ועקירה בגלים. מטבע הדבר איננו יכול לבלוע את היצורים הגדולים ממנו, המוגנים על ידי שלד גיר מאסיבי. והואיל והוא גם חסר שיניים המסוגלות לקרוע את בשר האלמוגים ולהפרדתו מהשלד, "המציא" הכוכבן צורת טריפה שאין לה אח ורע בעולם החי: הוא שולף את קיבתו אל מחוץ לגוף ופורשה על רקמת האלמוג, וכבר מתחיל להפריש עליה את מיצי העיכול שלו. נמצא כי די בהוספת מי-ים, שהועברו דרך מיכל שבו הוחזק אלמוג חי, למיכל בו חי הכוכבן, כדי לגרום לשליפת הקיבה דרך הפה. לאחר כמה שעות של פעילות כימית - עיכול ראשוני על ידי האנזימים - מתחיל הכוכבן לספוג לקיבתו את חומרי המזון, ומשאיר את השלד בעירומו. כוכבן בודד בגודל בינוני מחסל בלילה אחד מושבת אלמוגים בקוטר 30 ס"מ שגדלה במשך עשרות שנים, ומותיר אחריו נתיב גיר לבן-מבהיק, שישמש בתוך ימים ספורים מצע להתיישבות אצות ירוקות וחומיות.

בימים כתיקונם קיים שווי משקל בין הטורף לטרפו, ואין הכוכבן "מנסר את הענף עליו הוא נשען", דהיינו קצב התרבות הכוכבנים אינו עולה על קצב גדילת האלמוגים מוכפל בתפוצתם בשונית. מסתבר כי לעתים, מסיבה שטרם הוררה די-צורכה, חלה "התפוצצות אוכלוסין" ומספר צאצאי הכוכבנים המתיישב במקום מסוים גדול, ודרישתם למזון גוברת על היצעו, והאיזון האקולוגי משתבש (**30 ב'**). כמה אקולוגים תלו את האשם בשיבוש מארג המזון של השונית, על ידי שליית רבבות חלזונות טורפים - בעיקר בני המין **חצוצרה אצילה** (*Charonia tritonis*) (**איור 30 ג'**), הניזונים בין היתר מטריפת צעירי הכוכבן - לצורך מכירתם לתיירים. לדעתם העדר הטורף הוא שאיפשר את התרבות הכוכבן. אשמה הוטחה גם במדיניות האטום של ארה"ב, שכמה מאיי האוקיינוס השקט היו בתחומי שליטתה, והפכו לאתרי ניסוי לפצצות מימן. הפיצוצים גרמו, לדברי חוקרים אלה, להרס השוניות, שבהן חלה, לאחר עשור שנים, התיישבות בלתי מרוסנת של הטורף.

כחמש שנים לפני שנתגלתה תופעת התפוצצות האוכלוסין של הכוכבנים באוקיינוס השקט, הבחין האמריקני ד"ר **פריץ גורו** (Goreau, 1964), שהצטרף למשלחת מחקר ישראלית לדרום ים-סוף, בקצב הטריפה הבלתי-מרוסן של הכוכבן. הוא התנבא, כי בנסיבות מסוימות יוכל שווי-משקל זה בין טורף ונטרף, הנשמר בדרך כלל בגבולות קבועים, לצאת משליטה, ולגרום לחשיפת שטחים ניכרים מאלמוגיהם החיים. ואכן, בשיא ההתפרצות, בין השנים 1968-1975, היה נראה כי מאום לא יציל את האלמוגים, וכולם ימצאו דרכם אל קיבתו המשתרבבת של הטורף הגמלוני. בשוניות שנפגעו נספרו יותר מ-600 כוכבנים קוצניים לשעת-שחיית-צולל (מדד שפותח לאבחן את תדירותם), כוכבן לכל מטר רבוע (פי אלף מאשר בשונית "רגילה"). דיווחים הגיעו על התקדמות "חזית" הכוכבנים בקצב של ק"מ לחודש, המשאירה בעקבותיה שובל של אלמוגים מתים. הניסיונות לצמצם את ממדי הטריפה על ידי לכידת הכוכבנים, והזרקת רעל - פורמלדהיד מרוכז - לגופם, נמצאו יקרים מאד - אמדן צנוע קבע כי המתת כל כוכבן עלתה כ-35$ - ויעילותם הייתה מעטה.

במקביל נערך מחקר מקיף, שבמהלכו התברר פוטנציאל הרבייה הלא-רגיל של הכוכבן. בעת הרבייה מתקבצים בין 50 ל- 100 פרטים, וב"אורגיה" המתחוללת מטילה כל נקבה כמה מאות אלפי ביצים. בסה"כ מגיע מספר הביצים המוטלות בשנה ל-60 מיליונים. קצב גדילתם מהיר ופרט ממוצע מגיע בתוך 3 שנים לקוטר 20-40 ס"מ. במהלך המחקר זוהו כמה טורפי כוכבנים שלא נודעו מקודם: אחד מהם הוא **קישוטית המניפות** (*Hymenocera picta*) (**איור 30 ד'**) סרטן זעיר יפהפה, החי על השונית וניזון מטריפת כוכבי-ים קטנים. זוג סרטנים כאלה מסוגל, בדרך שלא נסתברה די-צורכה, לטפל בכוכבן הגדול ממנו עשרות מונים - לטרוף את בשרו או להבריחו מהמקום. גם תולעים רב-זיפיות מסוגלות להציק ולסלק את הטורף.

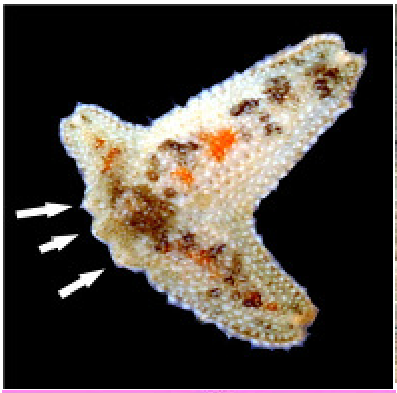
כך או אחרת, דעכה התופעה מעצמה בתוך כעשור שנים. בשוניות שנפגעו החלו כוכבנים רבים למות מרעב, והשוניות החלו בתהליך שיקום ממושך. במבט לאחור, התברר כי היה זה עוד אחד מגלי "התפוצצות האוכלוסין" המלווים את היסטוריה הביולוגית של כדור הארץ. מקורה של התופעה היה "גרעין" - אזור בו הייתה רבייה אינטנסיבית, והפגיות נפוצו ממנה בעזרת הזרמים. נותרו כמה שאלות פתוחות, כמו האם אמנם היו מעורבים בכך אותם "גורמים אנושיים", שבהם תלו את הקולר המקטרגים. מחקר התופעה הביא תועלת מכמה בחינות: האחת, לראשונה עמדו הביולוגים בפני הצורך להתמודד עם בעיה אקולוגית טבעית בקנה מידה גדול: היה צורך לאתר את גורמיה, להציע פתרונות כימיים ופיזיים לטווח-קצר ופתרונות ביולוגיים לטווח-ארוך, ובו בזמן לבחון את הבעיה על רקע האיזון האקולוגי הגלובלי. שתיים, הלקח שנלמד הוא כי הים - על אף היותו רחב ידיים ובעל נפח מים אדיר - הינו מוגבל, ותהליכים הרסניים עלולים להתפשט בו כשריפה בשדה קוצים.

עשור השנים שלאחריו התאפיין בכמה תופעות של תפוצת-יתר ותמותות בקנה מידה גדול, בקווצי-עור בים הטרופי והממוזג. התרבות אוכלוסיות קיפודי-ים בחופי אמריקה הצפונית הוליכה לרעיית-יתר של "שדות" אצות הענק הנפוצות שם, וגרמה להרס "שדות מרעה" של דגים וסרטנים בעלי ערך מסחרי.

מאידך, היו התפרצויות מחלות שגרמו להעלמות קיפודי-ים מאזורים אחרים, שהייתה להן השפעה על בתי-הגידול. יתכן שכיום מצויד מדע הביולוגיה הימית ביותר כלים להתמודד עם תופעות אלה. כוכבי-ים ענקיים אחרים נחשדו אף הם כטורפי אלמוגים, אך עד כה נראית השפעתם שולית. ל**גרגירן הלחם** (*Culcita*) מתאים הכינוי "כרית המחטים", בשל דמיונו לאביזר שימוש זה של החייטים שיצא מהאפנה. זהו כוכב-ים שזרועותיו קצרות במידה מוגזמת, וצורתו כמצולע מחומש, מכוסה קוצים קצרים, כגרגרים. מין אחר - **גרגירן מגושם** (*Choriaster granulatus*) (**איור 31 שמאל**) - ארך זרועות, אך חלק למגע ומעוטר בדגם כתמים אדומים על רקע לבן-קרם. הוא נמצא לעתים קרובות על קרקע הים בעומקים שונים. הוא ניזון ככל הנראה מחוריריות ומזון אורגני אחר, ואינו טורף אלמוגים.

במפרץ אילת כ- 15מיני כוכבי-ים, שהצבעוניים ביותר ביניהם הם **שביטית מצרית** (*Gomophia aegyptiaca*) ו**שביטית עינונית** (*Fromia ghardaqana*), שניהם ייחודיים (אנדמיים) לים-סוף. האדום שולט בצבעיהם, וכתמים לבנים באחד ועיטור כחול-סגול מקשט את האחר. מינים ידועים הם **דורבני רב-קוצי** (*Astropecten*) **וגרגירן** (*Choriaster*) (**איור 31**), **וכוכבן קוצני** (*Acanthaster*), המצטיין בדוקרנות קוציו (**איור 30**). בו דובר לעיל.

רוב כוכבי-הים שוכנים בבית הגידול הסלעי, או על השונית. לדרבני, לעומתם, זיקה ברורה לחיים בחול. שלא ככוכבי-ים אחרים, "רגלי-המים" שלו חסרי כפתורי-הצמדה, ובהתאמה לסביבת חיים זו, הם ננעצים בחול ומסוגלים להתרחב בקצותם, ובכך לעגן עצמם בו, כדי למשוך את הכוכב פנימה. הדרבני הוא טורף מובהק, הנפוץ בחוף אילת, ואין זה נדיר למצוא דרבנים מוטלים בחוץ למים, כשגופם תפוח מבליעת צדפה או חלזון שהיו גדולים ממידתם (**איור 25**). אף שלא תמיד ברורה סיבת המוות, אין ספק שהם לא מתו מרעב.את רקמת הקולגן המוטבילי ותפקידה בעת הטריפה כבר הזכרנו לעיל (**עמ' 15**).



איור 31 . מגוון של כוכבי-ים אילתיים, מימין לשמאל: **גרגירן מגושם** (*Choriaster granulatus*); **דרבני** נדיר (*Astropecten*) **וכוכבית** (*Asterina burtoni*), בעת שיקום זרועות שנקטעו. בשורה תחתונה: שביטית מצרית (צילום – ל. דפני; מ. לווין, י. דפני, א. קולורני).

אפרופו: כוכב-הים שנתפס בעיצומו של תהליך טריפת צדפה, סוגר עליה בכוח רב באמצעות רקמת הקולגן המוטבילי ולא ניתן היה לפתוח אותה באמצעים קונבנציונליים. הוכחה ליעילותה של מערכת הקולגן הייחודית לקווצי העור (ראו עמ' 15)

ה. מלפפוני-ים: "על גחונך תלך..."

נהוג להבדיל בבעלי-חיים בין צמחונים, אוכלי בשר ואוכלי-כל. בחלוקה זו לא נמצא את מלפפוני-הים, שייחודם הוא בהיותם אוכלי.. חול. לא מעטים הם בעלי החיים הניזונים מהמזון הטמון בקרקע הים - יצורים זעירים החיים בחול או רקב אורגני (למשל קיפודי-ים אירגולריים). אך למלפפוני-הים עוד כמה וכמה תכונות שאכילת החול אינה המוזרה שבכולן...

אחד ממלפפוני-הים הנפוצים בחוף אילת, **גלילן שחור** (*Holothuria atra*), הוא יצור מאורך, גלילי, שצורתו כמלפפון או קישוא גדול. הוא נוטה להתחפר בחול ולרוב מעידה טביעת-חול קלה על נוכחותו שם. דרושה סבלנות להבחין בזחילתו האיטית על ומתחת לפני החול. במעט מאמץ אפשר להבדיל בין צידו הקדמי - בו פתח הפה ובחנינים הנפרשים ממנו - לבין האחורי, שבו פתח פי הטבעת - בשניהם אין ראש, לא עיניים, מחושים או כל איבר חוש אחר.

שלא כקווצי-עור אחרים, למלפפוני-הים יש סימטריה דו-צדדית. מאחר ותכונה זו יוצאת דופן, היא משכה תשומת-לב של מדענים, שהראו כי סימטריה דו-צדדית זו, במלפפוני-הים, הנה משנית. עובדה, למלפפוני-ים רבים - בעיקר אלה הנמנים על סידרת מנוצי-הבחנין, שהמוכר בהם הוא מיני ה**גלילנית** (*Cucumaria*), הנפוצים בים-התיכון - סימטריה עגולה מושלמת, ותנוחתם אנכית. מלפפוני-הים מסידרת פשוטי-הבחנין - כ**מלפפון לבן-הגחון** (*Actinopyga*) - שהם ניידים, שוכבים למעשה על צידם וזוחלים על מצע החול או בתוכו. בהדרגה, באורח משני, נוצרה אצל חלק מהמינים הבחנה בין אזור "גחוני", שעליו שוכבת החיה, בו התרכזו שלושה טורי "רגלי-המים" המונחים על החול, לבין אזור "גבי", סקטור הגוף העגול שרגלי-המים בו אינם ערוכים בטורים, אלא מפוזרים, והוא לעתים שונה מה"גחוני" בצבעו. לדוגמא - **מלפפון-הים לבן-גחון**, "גבו" חום-כהה עד שחור ו"גחונו" לבן. סוג זה ניכר גם בחמש "שיניים", עצמיות גיריות המקיפות את פתח פי-הטבעת **(איור 31 ב')**. נשוב אליהן בהמשך.

מבנה גופם ה"פשוט" מהווה לכאורה "נסיגה" מאורח חיים פעיל לדרך חיים פרימיטיבית, המזכירה את זו של התולעים. אך כאמור מפגינים מלפפוני-הים הרבה תכונות מיוחדות או גם ייחודיות.

לתזונתם אוספים מלפפוני-הים "פשוטי-הבחנין" - שהנם מרבית מיני מלפפוני-הים בחופינו - חול וחלקיקים הנדבקים לבחנינים, העוטרים את פיהם מעבריו, ומובלים להיבלע בפיהם. בצינור העיכול הארוך (שאורכו לפחות פי שתיים מאורך הגוף) מעוכלות השאריות האורגניות - יצורים חיים ומתים, ונספגים חומרים מזינים. החול הנקי, שארית הסעודה, מופרש מפי-הטבעת שלהם כ"נקניקיות-חול" אופייניות. עורם של מלפפוני-הים עבה מאד, ובו נעוצות לוחיות-שלד גיריות, הדומות במבנה המיקרוסקופי לאלה של קיפוד-הים, אלא שאלו אינן ערוכות במבנה רצוף, היוצר שריון, אלא טבועות בעור ולא נראות לעין המתבונן.

מיני מלפפוני-הים נבדלים זה מזה בצורת הלוחיות, ועל פי צורתן מסווגים אותם למשפחות וסוגים - שכן ההבחנה על פי המראה החיצוני, הצבעים והצורות, קשה ולא אמינה דיה **(איור 33 א')**. בחיצוניותו, רך עורו של מלפפון-הים למגע. אך בעת שהוא חש בסכנה הוא מסוגל - באמצעות גירוי שמקורו במערכת העצבים שלהם - להקשיח במהירות שיא את עורו עד כי לא תוכל לנעוץ בו סכין, ולאחר מכן לחזור ולהרפות מקשיחותו. כאמור, משותפת תכונה זו של הרפייה והקשחת העור לכל קווצי-העור, ונובעת מהמוטביליות של הקולגן (ראה לעיל). מלפפוני-הים עושים בה שימוש גם בהשילם מרצון חלקים מגופם, או בעת שהם פולטים את האיברים הפנימיים וקטעי גוף שלמים - בתהליך הקרוי **קיטוע עצמי** (אוטוטומיה).

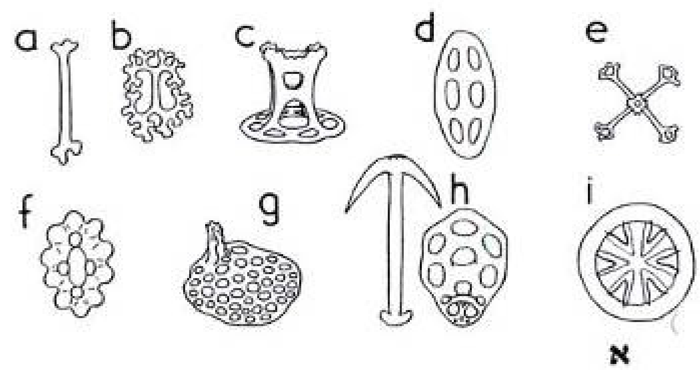
בחלקו האחורי של המעי נמצא "עץ הנשימה", איבר ייחודי למלפפוני-הים. זוהי מערכת כפולה של צינוריים מסועפים, שמים נשאבים לתוכה מכיוון פי-הטבעת, המשמשת כנראה לנשימה. ל**גלילן השחור** וה**גלילן המדביק**, הנוהגים להתחפר בחול הרך, יש צינורירים לבנים המסתעפים מעץ הנשימה, הקרויים **"צינורירי קובייה"** (על שם המדען הצרפתי Cuvier שתיארם לפני כמאתיים שנה). בהיותו מוטרד על ידי טורף הוא מפרישם החוצה, דרך פי הטבעת, ואלה בדביקותם נאחזים ומסתבכים בכל עצם. דג או סרטן (או אדם) שייטפל למלפפון-ים כזה, צפוי להסתבך בצינורירים אלה עד כדי איבוד כושר תנועתו. למותר לציין כי חיה שצינורירים אלה הסתבכו בגפיה או נדבקו לאיברי גופה מאבדת יכולתה לצוד או לאסוף מזון עד שתצליח להיפטר מהם, מה שמעיד על יעילותו של נשק זה. בעת גירוי חזק מאד, פולטים כמה מיני מלפפוני-ים את כל איבריהם הפנימיים - עץ הנשימה, מעיים ובלוטות מין. כושרם לשקם את האיברים שנפגעו בתוך שבועות ספורים מצמצם במאוד את הנזק שנגרם להם. כמה מיני מלפפון-ים מצוידים בעצמיות קשות דמויות-שיניים בפתח פי הטבעת שלהם. סבורים כי אלה נועדו למנוע חדירתו של דג טפיל - הדייר - הנוהג להיכנס למערכת העיכול של מלפפוני-ים **(איור 31 א')**. הגלילן אינו מצויד באמצעי זה, ולכן הוא יותר פגיע לטפיל.

לחמי השונית הצבעוני (*Pearsonothuria graeffei*) הוא מלפפון-הים היחיד הנוהג לשוטט על גבי אלמוגי השונית החיים, כשבחניניו השחורים והרחבים סורקים את המשטח לאסוף ממנו מזון. המין הנפוץ לאורך חופי סיני הוא בלא-ספק המהודר במלפפוני-הים הטרופיים. צבעיו - לבן בגוון הקרם ודגם פסים ונקודות כהות, וכתמים בגוון חום על כל גופו, המבליטים אותו בשוטטו גלוי לעין כל. לחמי חיוור הוא חום אחיד, ודומה להפליא לכיכר לחם (מכאן פשר שם הסוג). לצעירים יש גוון צבעים המזכיר מיני חשופיות ויש סבורים שלפנינו מימיקריה – תחפושת, לפיה אחד מהם נהנה מדמיונו למין האחר. (**איור 32**).

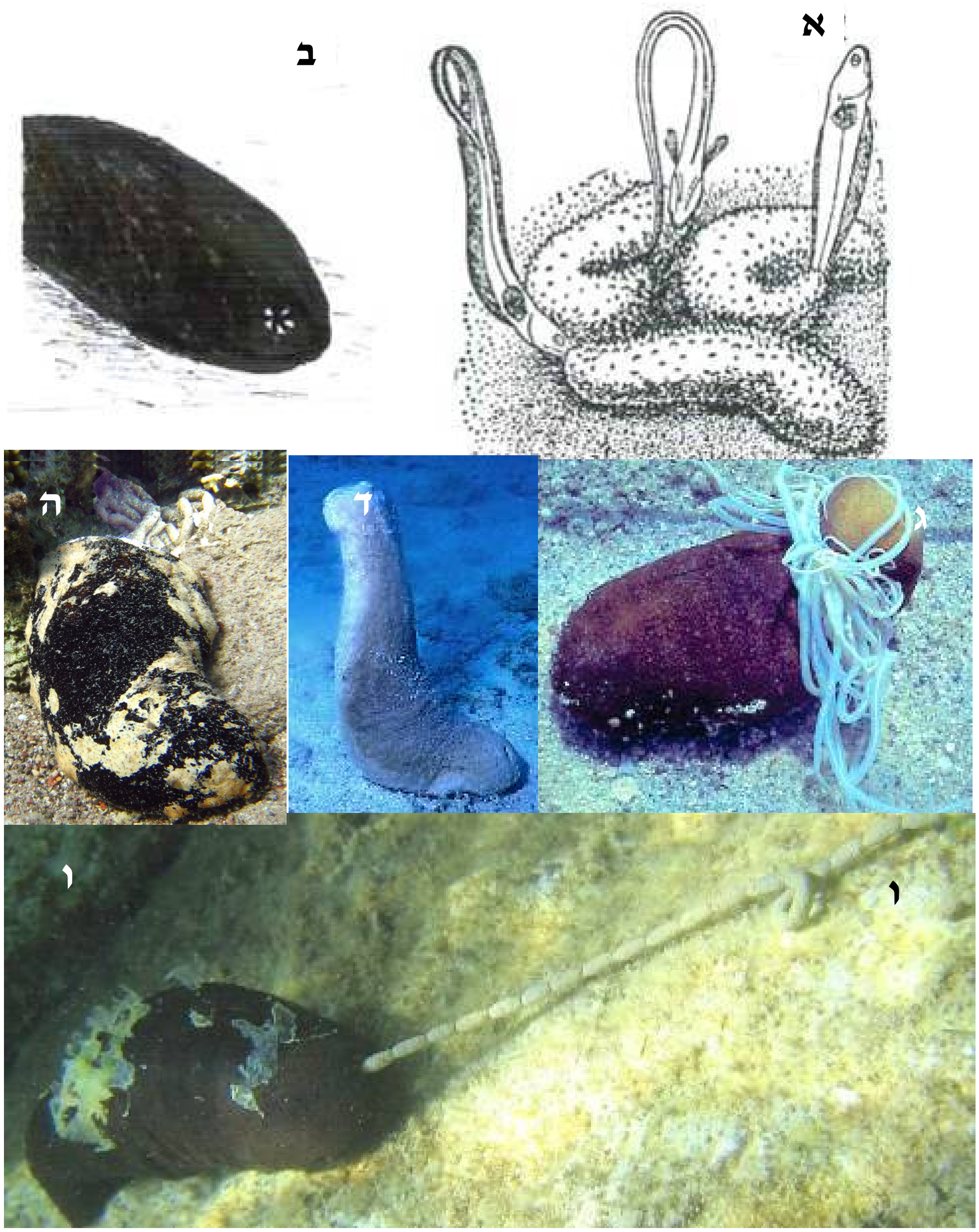
איור 32 (**א**) **לחמי השונית** (*Pearsonothuria graeffei*) בוגר, על סלעי השונית ו-(**ב**) צעיר של הנ"ל, המדמה בצבעיו את דגמי הצבע של חשופיות ממשפחת **Phyllidiidae** ובעיקר המין (**ג**) **יבלתית ריפל** (*Fryeria rueppelii*): צילומים : א. הרפז, ב.ש. קורץ,

מיוחדת ומוזרה היא משפחת "**מלפפוני-החבל**" , **סינפטיים (איור 33 ב'-ג'),** שנציגיה הנפוצים הם סינפטה ברודה ואפורה. בני המשפחה ניכרים בהעדר "רגלי-מים" לאורך הגוף. תנועתם "פריסטלטית", כרוכה בהתמתחות והתכווצות אורכית תוך הצרתו והרחבתו של הגוף בשרירים טבעתיים - צורת תנועה אופיינית לתולעים. הם חיים על פני הקרקע, ומתקדמים תוך שהם נאחזים בה באמצעות "עוגן" שאינו אלא סוג של לוחיות שלד מיוחדות במינן הבולטות מתוך העור. ללוחיות אלה צורת עוגן, המתחבר ללוחית "מגן" אופיינית **(איור 33א')**. גודלו של העוגן אינו עולה על חצי מילימטר. הסינפטות נפוצות מאד בשטחים חוליים ומדרונות היורדים לעומק הים, והן רכות מאד למגע, אך כשתיקח את מלפפון-הים הזה בידך תרגיש את זיזיו ננעצים בעורך. צורת תנועה זו מהווה התמחות להליכה בין גרגרי החול שמעטים בו הגופים המוצקים.

אורח הרבייה של מלפפוני-הים מיוחד במינו: בעונת הרבייה, ביום או בלילה מסוים, לעתים בהשפעת גירוי חיצוני (כמו ירח במילואו), מזדקפים כל בני מין מסוים על קצה גופם האחורי, מרימים את קידמת גופם אל-על ופולטים רבבות ביצים אל המים, מפתחי המין שליד הפה. גורם מתאם ביניהם הוא כנראה "הורמון חברתי" (פרומון) הנפלט למים וגורם לכל בני המין שבסביבה להשתתף ב"אורגיה", והזכרים פולטים את זרעם. בתוך שעות ספורות מופרות כל הביצים ומתחילה התפתחות העובר במים. הביצים, ההופכות לפגיות, העוברות כמה שלבי התפתחות, תוך רחיפה בחלל המים, בטרם תתיישבנה על הקרקע לאמץ את אורח החיים של הבוגרים.



איור 33. מלפפוני-ים: (**א**) לוחיות-שלד בעור מלפפוני-הים, המשמשים אמצעי מובהק לזיהוי והגדרת המינים: כל טיפוס מייצג סוג או משפחה ייחודית. למשל, לוחית העוגן והמגן (h) מאפיינת את משפחת הסינפטיים - להלן; (**ב, ג**) מיני סינפטיים - "מלפפוני החבל" (*Synaptidae*) על חול ועל ספוגים. מקור הציורים - Clark, 1962. הצילומים: (ב) מ. לוין; (ג) צ. ליבנת



איור 34. מלפפוני-ים (**א**) ה**דייר** (*Carapus*) דג טפיל על מלפפוני-ים (מקור - מרגולין: *זואולוגיה*, בהוצאת הקיבוץ המאוחד, ת"א. כרך ב') . (**ב**) חמשת ה"שיניים" המקיפות את פי-הטבעת ב**מלפפון-ים** מהסוג *Actinopyga* (מקורית), (**ג**) **גלילן** מדביק; שפלט צינורירי קובייה (בלבן) (**ד**) מלפפון-ים בעמדת רבייה; (**ה-ו**) **לחמי** ופלט של צואת חול (צילומים: י. שלזינגר, לא ידוע, מ. לוין, י. דפני)

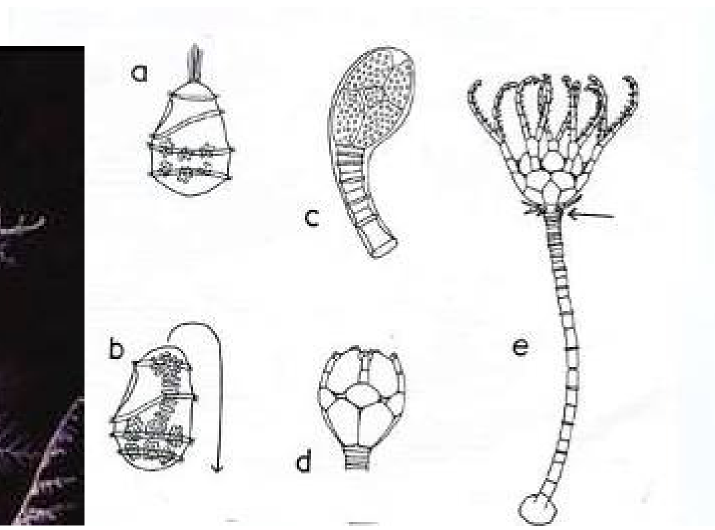
א

ו. חבצלות-ים ונחשוני-ים: "צמחים-חיים"

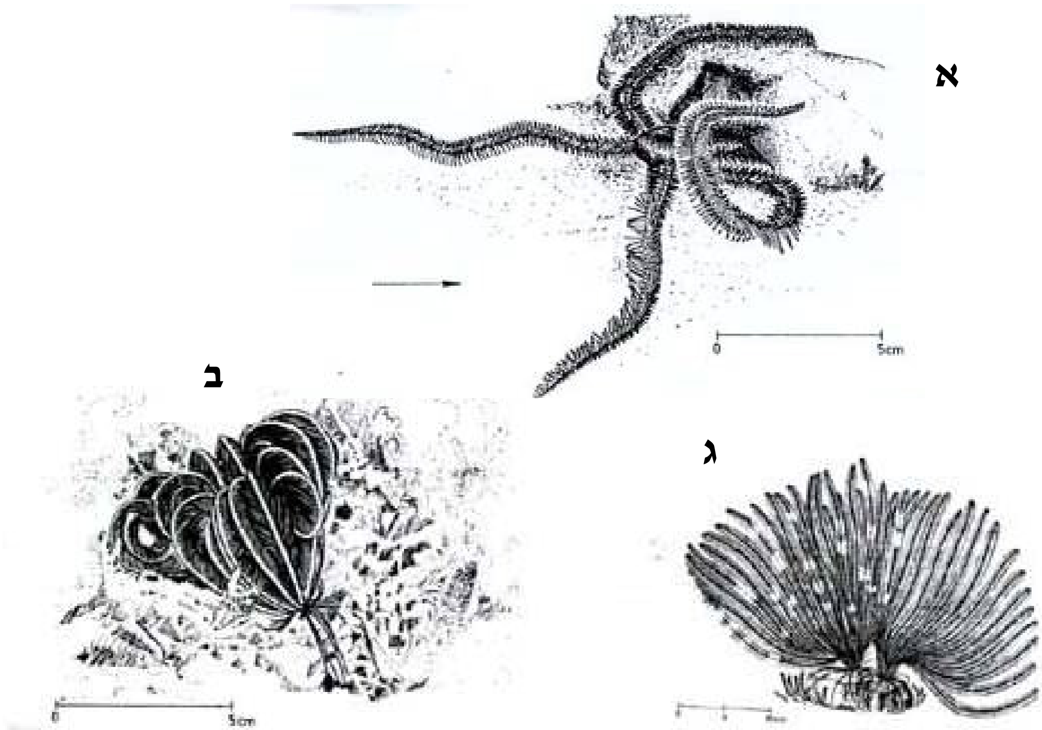
בלילה מעטה פעילות הדגים הטורפים, והפלנקטון הזעיר נוטה לעלות אל קרבת פני המים. או-אז מתעוררים לפעולה כל היצורים הניזונים ממנו. קווצי-העור העיקריים הניזונים מפלנקטון הם חבצלות-הים, וכמה סוגים של נחשוני-ים, בעיקר הנחשונק, סוג של נחשון-ים מסועף, שהותאם לציד הפלנקטון. צורת גופם - גוף מרכזי המסתעף לענפים-שלוחות, העשויים חוליות-חוליות בחיבור בחיבור גמיש מותאמת לתפקידה זה - סינון יעיל של המים ללכידת חומרי המזון שבהם. המעי והאיברים הפנימיים כולם מרוכזים בדיסקת הגוף המרכזית. אף ששתי קבוצות אלה חסרות עיניים, אין הדבר מפריע להם להגיב במהירות לאור, ואורח-חייהן כולו מוכתב על ידי המחזוריות היממית המווסתת על ידי כמות האור במים.

בעבר הגיאולוגי היו נפוצות ביותר חבצלות בעלות גבעול ארוך, שהיו נטועות בקרקע, ועטרת זרועותיהן הייתה פרושה במים. מינים מעטים אף היו צפים, באמצעות שלפוחית מלאה גז בבסיס גבעולם, ונישאים בזרמים למרחקים. לאחרונה נמצאו חבצלות בעלות גבעול בעומק הים, לשם נדחקו כנראה כשהפסידו בתחרות על האזור העשיר יותר, המים הרדודים. בתהליך ההתפתחות של חבצלות בנות ימינו מתגלה החבצלת ה"גבעולית" כאחד משלבי המעבר בין הלרווה השוחה והבוגר חסר הגבעול **(איור 35).**

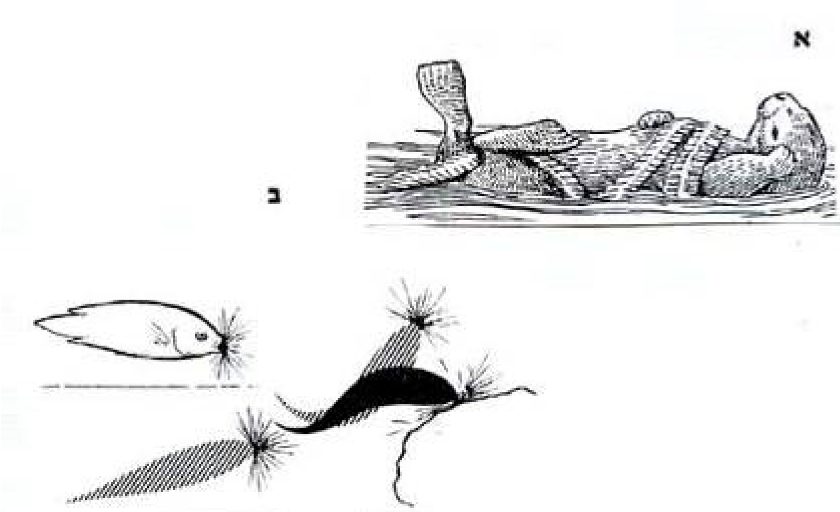
באילת כ-20- מיני חבצלות. בעבר היה סוג אחד, **חבצלת-ים רב-גונית** (*Lamprometra)*, נפוץ מאד בשונית אילת, וחובבי הים יכלו לראותם עם התקרב הערב, בצאתם בהמוניהם ממחבואם היומי, ובטפסם אל עמדתם הלילית, בקרבת שפת השונית. כל חבצלת יוצאת בתורה ומתחילה לזחול, בתנועת מעין-ריקוד של זרועותיה, כלפי מעלה, עד להגיעה אל משטח השונית, שם היא נצמדת לסלע באמצעות גדילים קצרים היוצאים מדיסקת הגוף כלפי מטה. אורחות חיי מין זה ומינים קרובים נחקרו באילת (Rutman & Fishelson, 1984). בעבר הצטופפו בשפת השונית עד 50 פרטים לכל מטר רבוע (Fishelson**,** 1974). בשנות התשעים, ככל הנראה עקב זיהום הים הכרוני שסובל ממנו מפרץ אילת, נעלמו למשך כעשור. רק בעשור האחרון (משנת 2000 בערך) חלה התאוששות אוכלוסיותיהן.



איור 35. מימין: דרגות התפתחות ב**חבצלת-ים** חסרת גבעול, מפגית שחיינית a ועד ל- חבצלת בעלת גבעול (שלב אחד לפני הבוגר). חץ מצביע על אזור הניתוק במעבר לבוגר (מקור - Clark, 1962); משמאל: נחשון-ים מסועף, הקרוי **נחשונק עירום** עולה בלילה אל צמרת השונית ופורש אץ זרועותיו לצוד פלנקטון. (צילום: מ. לוין.)



איור 36. (**א**) נחשון-הים **כריתנית** (*Ophiocoma scolopendrina*) בעמדת תזונה, כשגופו חוסה בכוך, ואילו שתי זרועות נשלחות לסנן מזון (**ב**)חבצלת-ים במנוחה, כשהיא מכווצת (**משמאל**); ו- (**ג**) שתי חבצלות-ים בעמדת תזונה, כשהן פורשות את זרועותיהן כמניפה, בניצב לכיוון הגלים או הזרם, לסנן פלנקטון (מקור: Magnus, 1964).



איור 37. בעלי חיים טורפי קיפודי-ים (**א**) **לוטרת הים**, הנוהגת להביא קיפוד-ים מקרקע הים לפני הים, ומרסקתו בעזרת אבן שטוחה על בטנה (מקור לא ידוע); (**ב**) **תפאר סהרוני** (*Cheilinus lunulatus*), דג המרסק קיפודי-ים בחבטו בהם בסלע השונית (מקור Fricke, 1974 -).

5. מי אוכל אותם ומה אוכלים בהם?

לכשעצמם, אין קיפודי-ים (והדבר נכון גם לקוווצי-עור אחרים) מהווים מזון מועדף לאף יצור. קוציהם והשלד הקשיח מקשים על הגישה אל חלקי הגוף הפנימיים המזינים, שחלקם היחסי זעום. מצב זה משתנה בעונות הרבייה, שאזי נמלא נפח הצֶלוֹם של חיות אלה בחלבונים, הבונים ומהווים את בלוטות הרבייה, והשומנים המשמשים מאגרי מזון לעובר. אזי הופכים יצורים אלה למצרך מבוקש. כמובן שאין להכליל - באזורים רבים בעולם הם נפוצים ומהווים מרכיב חשוב בביומסה של בתי גידול שונים, מה שגרם לכך שבעלי חיים שונים התאימו עצמם להיזון מהם על אף אי-הנוחות בגישה אליהם, והפיצוי הדל המושג באכילתם.

בין הטורפים המובהקים של קיפודי-ים נמצא את ה**מחושן**, גדול הסרטנים ארוכי הבטן, הידוע בשמו הלועזי "**rock lobster**". בכמה אזורים בעולם, שם נפוצים סרטנים אלה, מהווים יחסי הטורף-נטרף ביניהם לבין טורפים אחרים, חולייה חשובה באקולוגיה של בתי גידול ימיים, שכן - וכבר נאמר לעיל - קיפודי-ים מהווים **"מיני-מפתח"** (key species). מיני-מפתח מוגדרים כיצורים שהתרבותם או היכחדותם יכולה להשפיע על המאזן העדין בין מרכיבי בית הגידול. למשל, התרבותם הבלתי-מרוסנת של קיפודי-ים בחופי ארה"ב גרמה לפני שנים לא רבות להיחשפותם מאצות של אזורים נרחבים שהיו מכוסים ב**אצות ענק** (kelps). גם באזורי השונית הם ידועים כמווסתים את היחס שבין אלמוגים ואצות - בהתרבותם הם חושפים את הסלעים להתיישבות האלמוגים ובהעדרם משתלטות האצות על הסלע.

בטבע, התרבותו של מין אחד מביאה לרוב להתרבות של מינים אחרים המסוגלים לאכול אותו, או נהנים ממנו בדרכים עקיפות. טריפת קיפודי-ים הפכה להתמחות אצל יצורים רבים. המחושן הקליפורני מסוגל, חרף היותו מחוסר צבתות, לטרוף קיפודי-ים מוצקי שלד ומרובי קוצים. גם תמנונים מסוימים עושים זאת בהצלחה. התמחות מיוחדת במינה מוצאים אצל יונק, החי אף הוא לאורך חופי צפון-מערב אמריקה ומזרח אסיה - **לוטרת הים** (sea-otter). יצור זה הוא שחיין וצוללן מנוסה, הצולל לעומק 15-5 מ' ושולה מהקרקע קיפודי-ים קוצניים. כדי לפצח את קליפתם-שילדם הוא מצטייד לרוב באבן שטוחה, שעליה - בתנוחת משחה גב אופיינית - הוא מטיח את קיפוד-הים באבן עד לשבירתו **(איור 37 א').**

גם דגי שונית לא-מעטים סיגלו עצמם לטריפת קיפודי-ים דוקרניים: ה**רבניצרן** (*Hemibalistes*), הוא הטורף המובהק ביותר של קיפודי-הים הטרופיים, ובעיקר של הסוג הקוצני ביותר - הניזרית. פיו בולט קדימה ומרוחק מהעין הרגישה לדקירות. גם קשקשיו צפופים וקשים. לטריפת קיפודי-ים הוא פיתח טכניקה מיוחדת במינה. הוא תופס את קיפוד-הים בקצות הקוצים הארוכים, שולפו ממחבואו ומשחררו בחלל המים. בעת נפילתו הדג ממהר ואוחז בחלקו התחתון, בקרום הפריסטום הנקי מקוצים, ומנקבו, כדי להגיע אל תוכנו הטעים. שיניה הקשות של **נפוחית הכוכבים** (*Arothron stellatus*) מאפשרים לה לטרוף קיפודי-ים דוקרניים כמו הניזרית. הדג **תפאר** (*Cheilinus*), בן למשפחת ה**שפתוניים**, אף הוא חובב קיפודי-ים ידוע. הוא תופס את הקיפוד בשפתיו המעובות ומזדרז להגיע אל סלע השונית, אליו יכה את הקיפוד, עד שיישבר. אז הוא בולע אותו ומרסקו בשיני הלוע שלו **(איור 37 ב').**

קטיפנים וקצרי-קוצים אחרים שהם יותר פגיעים נטרפים על ידי הדג **יולית ים-סוף** (*Coris aygula*) ושפתוניים בינוניים אחרים, הטורפים גם קווצי עור קטנים אחרים, כמו נחשוני-ים. טורפים יכולים להשפיע על אורח-החיים של קיפודי-ים. הניזריות החיות במפרצים סגורים, לתוכם אין נכנסים דגים טורפים, פעילות בכל שעות היממה, בעוד שבני מינם, החיים בחשש מתמיד לחייהם, הם בעיקר פעילי-לילה. ביום הם נדחקים לחורים בשונית, או שיוצרים קבוצות צפופות על קרקע הים החולית, כשהקוצים הצפופים מהווים אמצעי הגנה יעיל. .

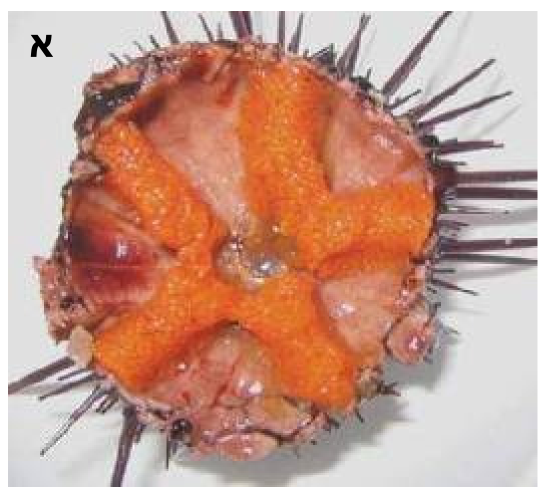
לכל אחת מקבוצות קווצי עור טורפים משלה - החומדים את תוכה הבשרני: היולית מעדיפה את נחשוני-הים החופיים על קיפודי-הים, והמשוטט על חוף אילת בעת עלות המים, לקראת שיא הגאות, יכול לראות את הדג הגדול הזה כשהוא מחטט בין הסלעים המכוסים במים, כשמחצית גופו מחוץ למים.

כתמיד, ה"טורף" המובהק ביותר הוא האדם. בארצות רבות משמשים קווצי-העור השונים מזון מבוקש, ולעתים נחשבים למעדנים ממש. נאכלים בעיקר קיפודי-הים (ידועים בשם "**ביצי-ים**"), שהחלק האכיל בהם הם בלוטות הרבייה (שחלות ואשכים עמוסי ביצים ותאי-זרע - **Raws** באנגלית). עונת הרבייה היא איפוא העונה בה נשלות מהים טונות רבות של קיפודי-ים "בשלים", המוכנים במגוון רב של מתכונים לחובבי מזון-ים. עיקר ניצולם כמזון הוא במזרח הרחוק, אך גם בחופי אירופה - באירלנד, פורטוגל, צרפת, איטליה - ובצפון אפריקה ייאכלו בחמדה. נמנעים מאיסופם בעת ההטלה, שאז הבלוטות רכות מדי.

מלפפוני-ים מהווים מאכל-תאווה לתושבי המזרח הרחוק. במלאזיה אוכלים את ה"**טרפנג**", עורם המומלח, מיובש בשמש או מעושן, של מלפפוני-הים, ומשם הוא נפוץ בכל רחבי המזרח. בערי החוף של סין מהווים מלפפוני-ים - ששמם הסיני "**הונג הור**" - מרכיב חיוני במזונם של הדייגים ודלת העם. היפאנים ניזונים גם משחלות הביצים והעור הלא-מיובש, וגידולם בתנאי תרבות הינו בן מאות שנים. בפיליפינים קרוי מלפפון-הים **"הו-ליאו"**, והוא נאכל כשהוא נא, מעושן או משומר במלח. באירופה הם ידועים בשם הצרפתי **Beche-de-mer**. מבשלים אותם, ומגישים בסלט או במרק.

כוכבי-ים, המהווים טורף טבעי בבריכות הגידול לצדפות, נישלים מהים בכמויות לא-גדולות, ומנוצלים בעיקר לייבוש והפקת "קמח-דגים" המוסף למזון עופות.

היקף הדייג העולמי של קווצי העור מגיע לכדי 70,000 טונות לשנה, מהם כ-50,000 בקיפודי-ים, והיתרה במלפפוני-ים. שלל כוכבי-הים מגיע כדי מאה טונות לשנה (Sloan, 1984). בכמה ארצות, כמו ביפאן ובבריה"מ, הוגבלה השלייה מאחר וחלה ירידה משמעותית, עד כדי הקצבה יומית, שהשולים מעל לה נקנסים (**איור 38**)



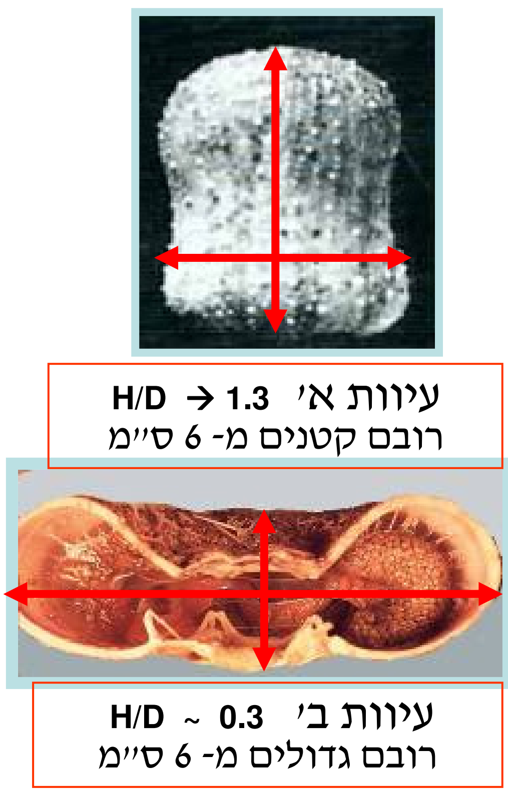
איור 38 . (**א**) גונדות (בלוטות הרבייה) של קיפוד-ים נאכל. מאסת הביצים או/ו הזרע תופסת חלק ניכר מדופן ונפח הצלום ומגיעה בשיא לכדי 30% מהמשקל הכללי של הקיפוד, ו-(**ב**) כמרכיב עיקרי של מנת ססימי מסורתית ביפאן (מקור: ויקיפדיה)

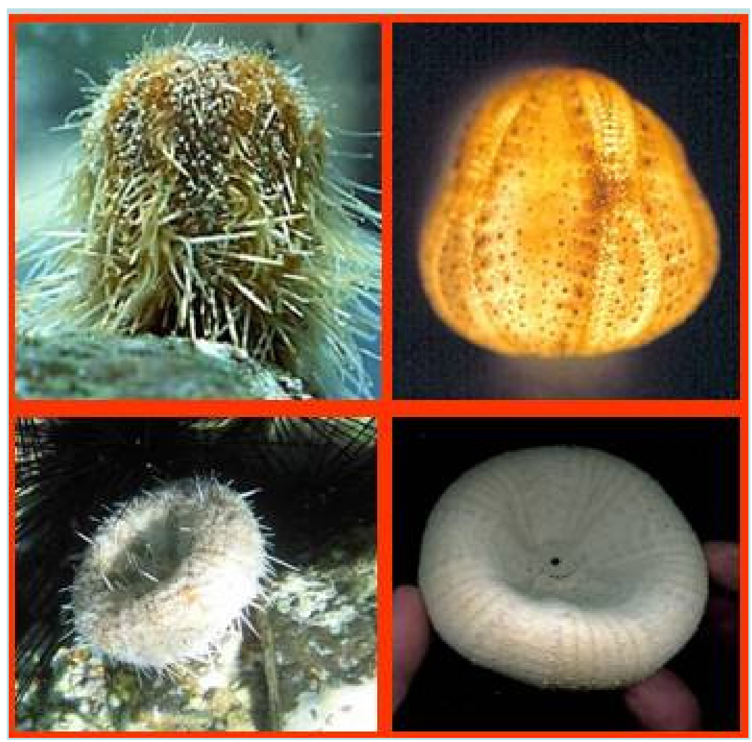
חלק שני - מחקרים בגדילה והשקעת השלד בקיפוד-ים

1. עיוותים בהשפעת מזהם

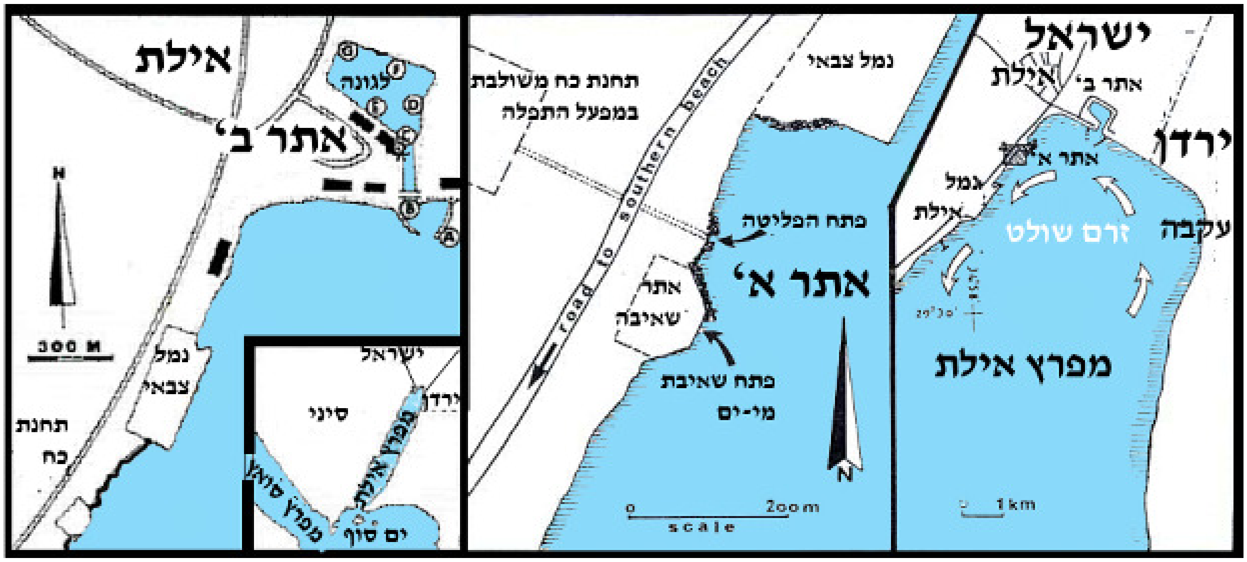
בשנת 1979 נתגלו ע"י כותב שורות אלו עיוותים מפליגים בשלדיהם של קיפודי-ים מהמין **קטיפן אילתי**, באתרים מזוהמים בחוף אילת. העיוותים היו משני סוגים **(איור 39)**:

עיוות א' - קיפודי-ים שגדלו במידה מוגזמת בכיוון האנכי. לעומת היחס הרגיל שבין גובה השלד וקוטרו (H/D) שהינו בקירוב 0.5 הזדקרו שלדי הפרטים הללו לגובה יחסי העולה יותר מפי שניים מגובהם היחסי (דהיינו, **H/D >> 1**). גם צורתם סטתה מהצורה הסגלגלה-משוטחת של קיפודי-הים הנורמאליים - הופיעו בהם צורות שהזכירו אגסים או בוטנים, והשלדים נשאו על צידם "צביטות" בולטות - לכל הדעות "מפלצות". עיוות זה נתגלה במספרים גדולים (תדירות של 66%) באוכלוסייה אחת, שאכלסה את חוף תחנת הכוח באילת (**איור 40 אתר א'**).





איור 39 . שני סוגי עיוותים בקטיפן אילתי **עיוות א'** (למעלה), **עיוות ב'** (למטה) במצב חי (משמאל) וכשלדים שנוקו מהקוצים. פרט בציור העליון מודגש על ידי הארה בתוך חלל השלד.



איור 40. מפת אתרי העיוותים מימין – מבט כללי על צפון המפרץ; באמצע מיקום אתר א' בו התגלה עיוות א' ומשמאל: אתר ב' – לגונת הסירות בחוף הצפוני של אילת. A– G נקודות הבדיקה בלגונה מפתחה ועד לנקודה הרחוקה ביותר.

עיוות ב' - קיפודי-ים משוטחים במידה קיצונית (היחס בין גובה הגוף וקוטרו לא עלה על 0.4), ובצידם הגבי, שהוא כרגיל עגול-כיפתי הופיעו שקעים עמוקים. בדימוי "ארכיטקטוני" אפשר היה לדבר על קריסת כיפת השלד. עיוות אחרון זה אפיין בעיקר אוכלוסיית קטיפנים גדולים שגדלה בלגונה המלאכותית באילת (**איור 40 - אתר ב'**). לימים התפשט גם לחופים אחרים, ובעת כתיבת שורות אלה ניתן למצאו בתקופות מסויימות לאורך כל החוף המערבי של מפרץ אילת שבגבולות ישראל.

טבלה 1: התפלגות עיוות א' באתר א' - פתח הפליטה של תחנת הכוח

נקודת בדיקה באזור תחנת הכוח	פרטים שנבדקו	יחס D/H	אחוז המעוותים
A - מצפון לפתח הפליטה ראו מפה	95	0.59 - נמוך	לא נבדק
B - מדרום לפתח הפליטה ראו במפה	117	0.70 - מוגבה	66%
C - באתרים מרוחקים. לא מסומן במפה	139	0.53 - ממדים נורמליים	0

טבלה 2: *התפלגות עיוות ב' בלגונת הסירות*, ***אתר ב'***

נקודת בדיקה באזור הנבדק	פרטים שנבדקו	יחס H/D	אחוז המעוותים
A-מחוץ ללגונה	50	0.54	0%
B-כפתח הלגונה	76	0.49	14.5%
C-כלגונה, פתח הפליטה *	89	0.43	76.4%
D פנים הלגונה, מזרח	38	0.48	31.5%
E פנים הלגונה, מערב	8	0.52	12.5%
F-כלגונה, מעלה הזרם	7	0.55	14.3%
G-פינה צפון-מערבית **	0	-	-

* מסומן במפה בכוכבית, ** נביעת מים מתוקים ואין תנאים לחיים של קיפודי-ים.

מה גרם לעיוותים?

השערה הראשונית שהועלתה על ידי כמה צופים הייתה כי המדובר בפגם גנטי, מוטציה שבעקבותיה נגרמה הולדתם של יצורים מעוותים באתרים הללו. השערה זו נדחתה מכמה סיבות:

1. פרט הנולד כתוצאה ממוטציה הוא נדיר בדרך כלל, והוא מתייחד מהנורמאלי (לרוב, לא תמיד) בפרט אחד ולא במכלול פרטים הגורם לעיוות כל-כך קיצוני.

2. קיפודי-ים עוברים את תקופת חייהם העוברית, במשך כמה חדשים כפגיות, ברחיפה כ**פלוטאוס** (**איור 20 ב'**), בין יצורי הפלנקטון. לפיכך, צאצאיו של פרט אחד שעבר מוטציה צפויים להתפזר על טווח של עשרות, ואולי אף מאות ק"מ של חוף, ולא להתרכז בשטח גיאוגרפי מצומצם.

גם ההשערה שהעיוותים נגרמו לכאורה על-ידי טפיל, המסוגל בעקיצתו לגרום לעיוות השלד, או שהעיוותים הם תוצאת התאוששות והשתקמות אחרי ניסיון טריפה מצידו של אחד מטורפי קיפודי-הים, נדחתה, בעיקר משום שלכאורה לא נפגמה שלמות השלד, אלא רק נגרמה בו גדילה מעוותת.

3. השערה שלישית הייתה כי גורם סביבתי מסוים, באתרים אלה, הוא שגרם לעיוותים. החלטנו להתרכז בהשערה זו מהסיבות הבאות:

א. ריכוז של מאות של פרטים מעוותים במקום אחד תומך בהשערה ומצביע על גורם שהשפיע על גדילת קיפודי-הים הללו, לאחר שעברו את התמורה מדרגת הפגית לשלב הבוגר, והתיישבו באתר.

ב. ב**אתר א'** היו העיוותים נפוצים וחריפים יותר אצל קיפודי-הים שחיו ב"מורד" הזרם הקבוע במפרץ, ופחותים בכיוון שאליו נוטים פחות מי הפליטה של תחנת הכוח לזרום **(טבלה 1)**.

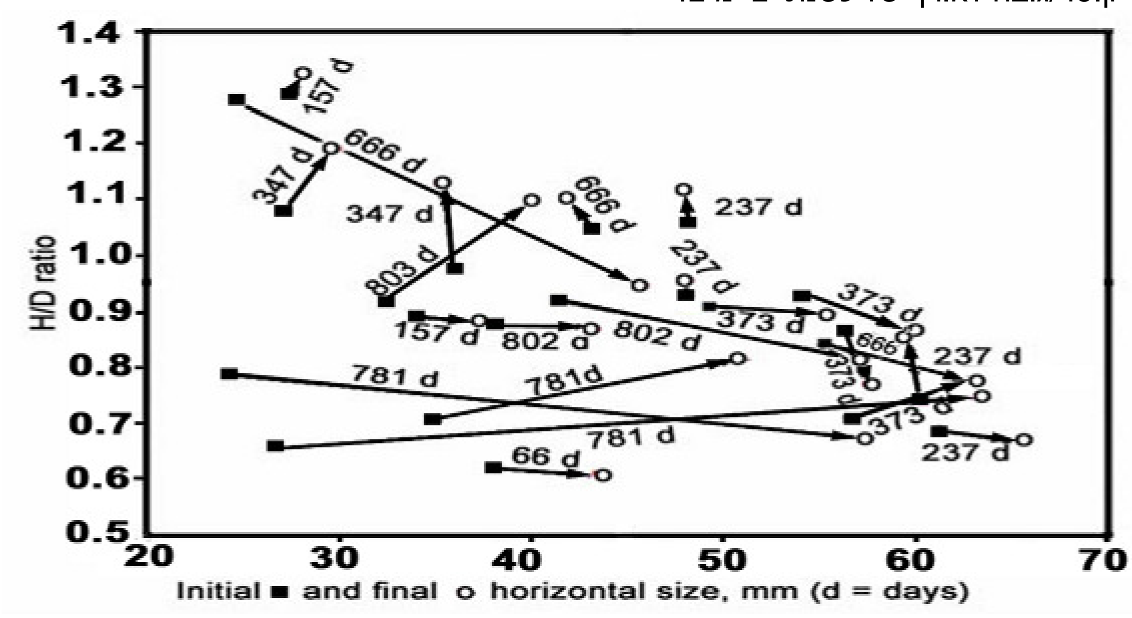
4. גם ב**אתר ב'** נמצא מתאם בין מקור זיהום - פתח צינור פליטה שבו נפלטו ללגונה מי שפכים ממכבסת אחד מבתי המלון שלחופה - לבין תדירות ההופעה של העיוותים. נמצא שקיפודי-הים המעוותים "הסתדרו" סביב פתח הפליטה, כשמספר קיפודי-הים המעוותים **(76%)** ועצמת העיוות **(H/D=0.43)** ותופעות אחרות המעידות עליו (קריסת כיפת השלד), יורדים עם המרחק מהצינור החשוד כמקור הזיהום, בכיוון היציאה למפרץ אילת, או עם המרחק הקווי במעלה הזרם, בלגונה **(טבלה 2)**.

מה כתבו על עיוותי שלד בספרות המדעית?

עיוותי שלד בקיפודי-ים נזכרים בספרות המדעית לעתים נדירות, אך היו כמה רמזים מעניינים שהתייחסו לאפשרות של עיוות כתוצאה מזיהום:
חוקר צרפתי, Allain, מצא אחוז מסוים של קיפודי-ים מעוותים במפרץ קרטחנה (Cartagena) שבקולומביה, וייחסו לזיהום סביבתי. חוקר אחר, האמריקני מור (H.B.Moore), ייחס חלק מתופעות העיוות בשלדי קיפודי-ים, שאסף במשך השנים, לפגיעות מכאניות, אך גם לגורמי סביבה שונים. אולם, מקרה אחד בו נזכר עיוות המוני, תואר בספרו המונוגרפי של מורטנסן (Mortensen), הדן במיון סוגי ומיני קיפודי-הים. הוא מספר, בצטטו מקורות שונים, כי למוזיאון הבריטי בלונדון הגיעו בסוף המאה ה-19- עשרות קיפודי-ים בני המין **קטיפן מובהק** (*Tripneustes grailla gratilla*) השונה במקצת מתת-המין האילתי- להלן), כשהם מראים עיוות זהה לזה שמצאנו אנו באתר ב' - פחיסות מרבית וקריסת כיפתם. כל המעוותים היו מאתר אחד, "חוף התותחים" באי מאוריציוס שבמערב האוקיינוס ההודי.
כמה שנים שלאחר מכן כתבנו למוזיאון המקומי במאוריציוס כדי לברר אם היו בתקופה האמורה מפעלים בעלי "פוטנציאל מזהם" כלשהו - לעיבוד עורות, לטחינת דגים או להפקת קופרה (חומר גלם לתעשית השמנים) מפרי הקוקוס - אך לא נענינו.

ניסוי 1. האם העיוות השפיע על הגדילה והאם השתקמו המעוותים?

קיפודי-הים המעוותים, בעיקר אלה שנאספו בחוף חב' החשמל, הוחזקו באקווריונים בשבי, והואכלו כרצונם למשך תקופה ארוכה, ונמדדו מספר פעמים במהלך התקופה. **בניסוי 1** (**איור 41**) מוצגים הנתונים ההתחלתיים והסופיים הן של הקוטר והן של היחס קוטר/גובה (H/D). הוא מוכיח (**א**) שקיפודי-ים שהיו מעוותים מאד (הקבוצה השמאלית עליונה) כמעט שלא הוסיפו גובה, ורובם נותרו מעוותים. (**ב**) אלה שהיו פחות מעוותים (H/D קטן מ- 0.8 גדלו ובכמה מקרים שינו את היחס קוטר/גובה לאורך של כשנתיים ימים.



איור 41. מוצגים הנתונים ההתחלתיים והסופיים הן של הקוטר והן של היחס קוטר/גובה (H/D). וחץ נמתח לחבר בין המדידות של כל פרט בניסוי. כן צוין מספר הימים (d) מתחילה ועד סוף התקופה.

ניסוי 2

קטיפנים צעירים (בקוטר כ-20 מ"מ, בסוגריים- מספר הפרטים) נחשפו לארבעה מיני כימיקלים (**טבלה 3**) - חומרים המוספים למי השטיפה בתחנת הכוח (שבקרבתה התגלה עיוות א'), כדי למנוע הצטברות אבנית (משקע גירי) בתוך הצנרת, בהם כאלה שלהם פוטנציאל לפגוע בתפקוד הקולגן. הריכוז היה דומה לכולם, 200 חלקים למיליון (0.02%), שהם 1%-עד 5% מהמינון הממית, על פי קביעת היצרן. המעקב נערך במשך 60 יום.

התוצאה (גרף בעמ' זה) בכל קבוצות הניסוי פחתה הגדילה, ופסקה כליל כ-30 יום לאחר תחילת הניסוי, לעומת גדילה ממוצעת של 5 מ"מ בקוטרם של קיפודי-הים שבקבוצת הביקורת. אך ממצאים מעניינים יותר היו :

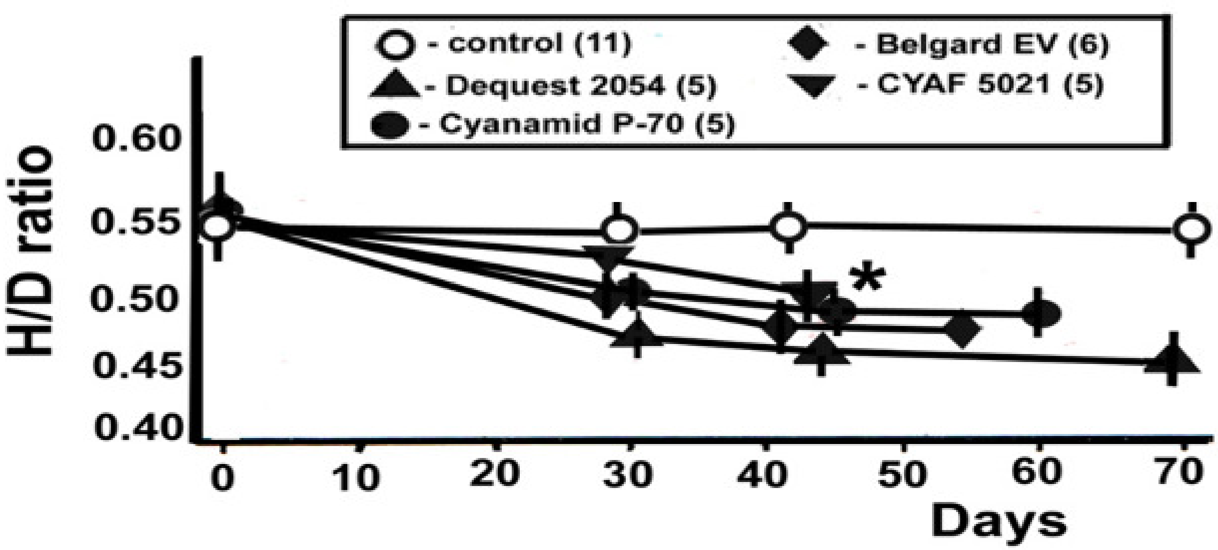
1. שינוי משמעותי בפרופורציות הגוף, בעיקר ביחס שבין גובה הגוף לקוטרו (H/D) - בכל הקבוצות - והופעת שקעים קלים באזור כיפת השלד, בדומה לאלו שנמצאו בקיפודי-הים שהראו את עיוות ב'.

2. הופעת פערים בתפרים שבין לוחיות השלד, כתוצאה מהתרחקותן זו מזו. הפערים הללו, ברוחב של פחות מ-1 מ"מ, גרמו לעתים לכך שבכמה פרטים **השלד כולו התרופף והתמוטט מכאנית**, בעוד קיפוד-הים עצמו היה עדיין חי ופעיל.

טבלה 3. התוספים שנבדקו

מעכבי השקעת גיר (זה היה שימושם בתחנת הכוח)

- Belgard EV (Ciba-Geigy). Based on polymeric carboxylic acid.
- CYAF 5021 (Cyanamid). Acrylamide-sodium acrylate resin.
- Monsanto Dequest 2054. Potassium salt of hexamethylene-diamine-tetra (methylene phosphonic acid).
- P-70 (Cyanamid). Sodium polyacrylate.



השערות עבודה

אם זהום גרם לעיוות, נשאל כיצד הוא פועל? מהניסויים והתצפיות דלעיל עולה קשר ברור עם מקור זיהום. אולם מהו אופי הפגיעה הגורמת לעיוות השלד בעצמתו ה"מפלצתית"?
לצורך המחקר העלינו כמה השערות:

א. בגדילת קיפוד-הים אפשר להבחין בשני שלבים נפרדים: (**1**) גדילת הרקמה האורגנית - שרירים, איברים פנימיים, עור וכו' ו-(**2**) יצירת השלד על ידי השקעת גיר (העשוי סידן פחמן וחמצן) במטווה האורגני שהוכן בשלב הקודם. **השקעת הגיר כנראה עוקבת אחרי הגדילה האורגנית, וכך מבטיחה יציבות השלד.** במקרים מסוימים חל עיכוב בהשקעה, ואזי נפגם המבנה המוצק, ומאופיין בלוחיות שאינן מהודקות זו לזו (ראה החלק הראשון), והשלד כולו הינו רופס.

ב. השערה כי **הפגיעה בהשקעת הגיר נגרמת על ידי גורמים מזהמים**, המופיעים במים בכמות מזערית, מסוג החומרים שנבדקו בניסויים **1** ו- **2**

תוצאותיהם ענו על חלק מהשאלות שנשאלו ונותרה עדיין תמיהה: הרי המזהמים הללו הופעלו בתחנת הכוח, בה הממצא היה דווקא עיוות א', שמשמעותו גדילה אנכית מוגזמת. רק במקרה אחד נרשמה הגברת הגדילה האנכית, וקיפוד-ים אחד החל להתעוות והופיעה בו עלייה משמעותית ביחסי H/D (כלומר עיוות א', **איור 61 א'**), אך לא היה בכך די להסיק מסקנה כלשהי.

לכן הרחבנו את ההשערה, בהעלותנו סברה שבנוסף להחלשת הקשר שבתפרים, והיות השלד רך ונוטה להתפורר, קיים גורם כלשהו שבפעולתו המכאנית מעוות את הצורה. הוספנו כמה השערות לבדיקה:

ג. **השקעת הגיר בשלד, שהיא נלווית לגדילה, מושפעת גם מפעילות מכאנית** - לחצים ומתחים - של השרירים ורקמות אחרות, הקשורים לשלד. לחצים של רקמות אלה מאיטים את ההשקעה בעוד מתח מגבירה.

ד. **קיים איזון בין כל אלה, לבין גורמים כימיים ומכאניים חיצוניים**. פגיעה באיזון זה גורמת ללחצים מכאניים ומתחים, הגורמים לעיוות.

אולם בטרם נעבור לדיון בעיוותים ובסיבותיהם, נביא בפני הקורא היבט נוסף בגדילה ובקביעת הצורה שנחשפתי אליו - הגישה הביומכאנית.

2. הגישה הביומכאנית - מהי?

אחת השאלות המטרידות ביותר בביולוגיה המודרנית היא: כיצד נקבעת בדיוק צורת גופם של בעלי חיים וצמחים?

הכל יודעים כי הצופן הגנטי שולט על (ומכוון את) כל התהליכים המטבוליים בגוף, כמו תהליכי הגדילה, יצירת השלד, ובניית הרקמות המעצבות ומייצבות את צורתו של היצור החי. מאידך גיסא, יש עדויות רבות לכך כי צמחים ובעלי-חיים שנגרמו להם פגיעות מכאניות, מראים גדילה מואצת בחלקי גוף שניזוקו, בתהליך המיועד להחזיר את צורת הגוף לקדמותו. בעץ שנגדעו מצמרתו ענפים, והמצמיח ענפים חדשים, מתמלא ראשית-לכל החלל שנותר עקב הפגיעה, עד לקבלת הצורה המעוגלת הקודמת. תכונות דומות רואים גם בצורתם וגדילתם של אלמוגי-שיח. אין ספק כי התהליך האחרון איננו מוכתב דווקא על ידי הצופן הגנטי, אלא רקמות שונות מגיבות על גירוי סביבתי, מכאני או כימי, ותגובה זו מתגברת בעקבות הפגיעה.

בצמחים נמצא, למשל, כי קדקודי הצמיחה - של ענפי העץ העליונים - מפרישים הורמון המעכב צמיחת ענפים נמוכים יותר. בכך הם מפעילים "שליטה קדקודית" על הענפים הנמוכים יותר. קיטום קדקוד הצמיחה מסלק את גורמי העיכוב, וגורם לצמיחה מהירה של ענפים צדדיים, עד שגורמי שליטה אחרים יגברו, וימנעו חריגה מהצורה ה"אידיאלית". יש אפוא רגליים לסברה כי לחץ מכאני הוא אחד מהגורמים המשפיעים על מהירות הצמיחה של רקמות רבות בחי ובצומח, ועל המורפולוגיה שלהם

היפותזה של ד'ארסי-ת'ומפסון

ספרו של חוקר בריטי בשם זה (D'arcy Thompson) הנקרא **"על גדילה וצורה"** (***On Growth and Form***") שיצא לאור בשנת 1917, חולל מהפכה בתודעתם של חוקרי המורפולוגיה - תורת הצורות ביצורים החיים. ת'ומפסון הסב את ליבם לדמיון המפליא הקיים בין צורתם של יצורים החיים, או של איברים בגופם, לבין עצמים דוממים, שעוצבו על ידי כוחות מכאניים בטבע. בספרו זה קבע כי -

א. העקרונות המכאניים, המכוונים את צורתם של מבנים דוממים, תקפים גם בהכוונת הגדילה של יצורים חיים.

ב. ההיענות לעקרונות אלה מאפיינת את תהליך ההתפתחות הן ברמת הפרט (אונתוגנזה) והן ברמת הקבוצה - הסוג, המשפחה וכו' (פילוגנזה).

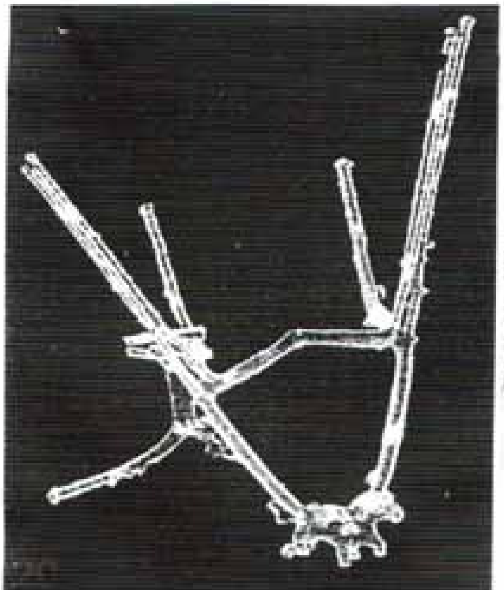
הוא גם טען כי גדילת היצור החי, והשינויים המורפוגנטיים (מחוללי צורה) המתחוללים בו, הנעשים תוך סטייה מאיזון לחצים אידיאלי, הם בהשפעת רקמות הפועלות בדרך מכאנית - שרירים או רקמות תמיכה (רקמות חיבור) - המכוונות מבפנים את צורתו. לדברי ת'ומפסון יש השפעה של כוחות ולחצים שמקורם בסביבה החיצונית על הגדילה, וכתוצאה מכך גם על צורתו של הפרט. בין הדוגמאות שהביא להמחשת דבריו, הצביע ת'ומפסון על גופו ושילדו של קיפוד-הים, המזכיר בצורתו בלון המקושר אל הקרקע על ידי יתרים (שהם רגלי-המים שנזכרו לעיל), וצורתו החיצונית מוכתבת על ידי חוזק המתיחה הזאת. הוא ניחש כי כמו בלון, קיפוד-הים כשאיננו מקושר באמצעות רגלי-המים לקרקע, יגלה נטייה להיות כדורי-מושלם, וככל שמתיחתו תהיה יותר חזקה, יאמץ קיפוד-הים צורת גוף פחוסה יותר.

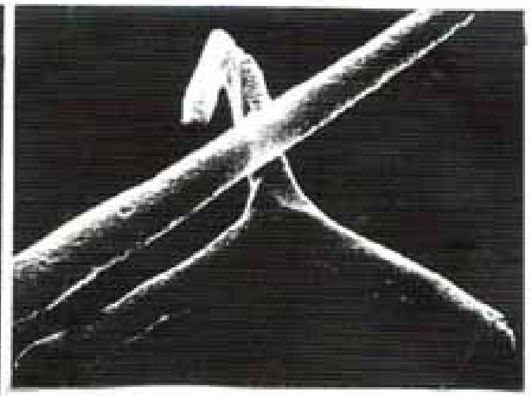
רעיונותיו של ת'ומפסון, הנחשב לאבי הביומכאניקה המודרנית, חוללו מהפכה בעולם המושגים של ביולוגים רבים, אך רבים ראו בהן גישה פשטנית מדי. השערות אלו נשארו רדומות במשך עשרות שנים, בעיקר משום שקשה היה ליישבן עם התפיסה הדרוויניסטית השלטת, לפיה האבולוציה הנה פעילות גומלין של הופעה אקראית של צורות חדשות - בדרך של מוטציה ושיחלוף - והברירה הטבעית, הבוררת מביניהן את הצורות היציבות והיעילות ביותר, ורק אם אלה תואמות את עקרונות העיצוב המכאני, יש להן סיכוי לשרוד. רעיונותיו של ת'ומפסון נתקבלו לכל היותר כהמחשה למידת היעילות, בה "מנכשת" הברירה הטבעית "גידולים" שאינם נענים לעקרונות אלה.

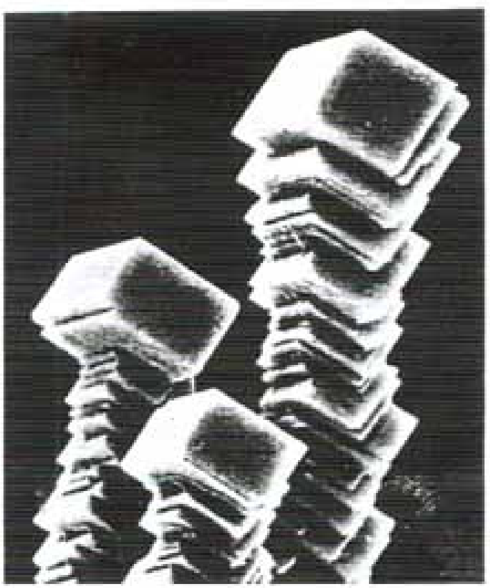
אף שמאז פורסם סיפרו הצטבר מידע רב על העיצוב המכאני של גופים ביולוגיים, נעשו ניסויים מעטים להראות את הקשר שבין כוחות מכאניים בסביבת בעלי-חיים לבין שינויים צורניים הנגרמים ישירות על ידם. ההתפתחות שעברו בחצי המאה האחרונה מדע הביולוגיה והגנטיקה, החיו את התקווה שעם פענוח כל מרכיבי הצופן הגנטי יתגלו גם הגנים הקובעים כל תג ופרט ביצור החי. עם זאת, עדיין נותרה בעינה השאלה: "כיצד יכול קוד גנטי חד-ממדי - הנשמר בגוף כשרשרת חומצות גרעיניות ב-DNA - לתאר ולהגדיר אין סוף צורות תלת-ממדיות"? כמה מדענים מאמינים כי העיצוב הצורני של הגוף ואיבריו נעשה תוך כדי התפתחות הפרט, באי-תלות במרכיב הגנטי, כתוצאה ממגע מתמיד שבין הגוף הגדל לכוחות הפיזיים-מכאניים, הפועלים עליו מפנים ומחוץ לגופו (התפיסה האפי-גנטית).

חוקר ההתפתחות **בונר** (Bonner), אף הוא אחד מתומכי הגישה הביומכאנית, ומחבר מהדורה מקוצרת של ספרו של ת'ומפסון ניסה לגשר בין התפיסות המנוגדות - הגנטית והאפי-גנטית - בקבעו כי..."היענות הגוף לסביבה הפיזית-מכאנית היא לכשעצמה בעלת יתרון הסתגלותי, ועל כן טבעי הוא שתועדף על ידי הברירה הטבעית". השפעתם של הגנים על עיצוב הצורתי (המורפוגנזה), על פי השקפות אלה, מוגבלת בעיקרם לתחום החומרים והכוחות המווסתים את הגדילה, כאשר הצורות עצמן נקבעות באינטראקציה שבין הגוף וכוחות ואילוצי הסביבה.

לאחרונה נוספו הוכחות רבות להשפעה של לחצים מכאניים על מבנה השלד של האדם. עם צאתם של טייסי-חלל אל מחוץ לטווח ההשפעה של כוח המשיכה. הסתבר כי בהעדר כוח משיכה נפגע תהליך השקעת המינרלים והעצם הופכת רכה ושבירה. אלה, והחשיבות הרבה של פיתוח הגוף על ידי תרגול לשם השגת שיאים בספורט, הביאו לתחיית הביומכאניקה ועליית קרנה.





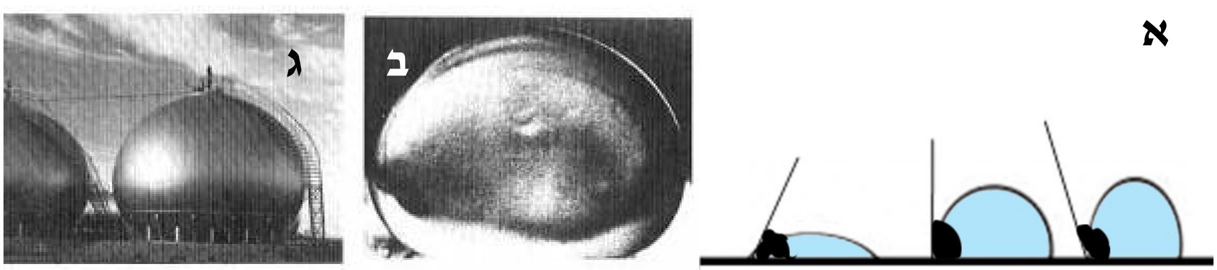


איור 42 מבנה השלד העוברי של קיפוד-ים רגולרי , אינו מראה כלל צורה גבישית, אבל כשצופים בו בשדה אפל, תחת עדשה מקטבת נראה כי כל חצי ממנו מקוטב בכיוון אחר. זה מוכיח כי גבישי השלד הם באוריינטציה אחידה – תכונה ייחודית לקיפודי ים. אם חושפים שלד עוברי כזה לתמיסה המכילה סידן בריכוז גבוה גיר שוקע על השלד כגבישי קלציט מעויינים, כל הגבישים הנראים בתמונה הם באוריינטציה כיוונית זהה (מקור: .(Okazaki & Inoue, 1976

עוד תכונה ייחודית לשלד קיפודי-הים – קוץ עוברי או לוחית שלד הנם מבחינה מינרלוגית כגביש יחיד (הם מתגבשים באוריינטציה מרחבית זהה)

3. השלד כיצירה פניאומטית

דוגמא ציורית לעקרון המורפוגנזה האפיגנטית הם המבנים הפניאומאטיים. איברי גופם של רוב היצורים החיים נוטים להיות מעוגלים, כאשר צורתם התפוחה מוקנית להם על ידי לחץ פנימי (טורגור) של הנוזלים או הרקמות הפנימיות, שכנגדו מתח הפנים של המעטה החיצוני. כאלה הם רוב הפירות העסיסיים, איברי הצמחים ובעלי-חיים, ולעתים הצמחים או בעלי-החיים עצמם. אותו עיקרון מנוצל גם במבנים ארכיטקטונים - מכלים ומבנים מעוגלים (**איור 43 ג'**).
רוב בעלי-החיים מבין חסרי-החוליות שאינם מחוזקים על ידי שלד מוצק, שומרים על יציבות גופם באמצעות **"שלד-מים"** (hydroskeleton), שאיננו אלא מערכת פניאומטית. גם איברי גוף האדם נענים לעיקרון הפניאומאטי (לחץ פנימי כנגד מתח המעטפת: כרס, שדיים, קיבה, מעי וכו'). באותם מקרים, שבהם לכאורה אין הלחץ הפניאומאטי קובע את צורת בעל-החיים או הצמח, תמיד נגלה דופן מוצקה, המחוזקת במבנים תומכים, שאף הם לרוב נוצרים תוך היענות לאילוצים מכאניים, ולעתים אפילו בדרך פניאומאטית.
כפי שרמז ת'ומפסון, שלד קיפוד-הים הוא מבנה הממחיש היטב את יתרונות העיצוב על פי העקרונות הפיזיקו-מכאניים. מעבר ל"מחיצת הקוצים" העוטרת את רוב המינים, נמצא שלד מעוגל, כמעט כדורי, אך מוצק, העשוי מיקשת גיר המקיפה חלל מלא בנוזל, אנלוגיה מושלמת למבנה פניאומאטי הנדסי. הוא דומה לכדור מנופח באוויר, או בגז, ולהבדיל - כביצה דקת-קליפה (לא בכדי ייקראו כמה קיפודי-ים בשם "ביצי-ים". בנוסף להיותו מלאכת מחשבת ארכיטקטונית - מבנה כדורי-כיפתי סימטרי להפליא, המסוגל לעמוד בעומסים חיצוניים ניכרים (Telford, 1985), הוא גדל בלא-הפסק. כל אחת מהלוחיות המרכיבות אותו גדלה מבלי לסכן אף לרגע את יציבותו המכאנית. כאמור הסב ד'ארסי ת'ומפסון את תשומת ליבנו לצורתו של שלד קיפוד-הים הרגולרי (מתת-מחלקת Regularia), המזכירה טיפת מים המונחת על פני משטח יבש, מאוזנת בין נטייתה הכדורית לנטייתה להפחס בשל כובדה (**איור 43 א'**). הוא טען שאין זו אנלוגיה גרידא, אלא נובעת מהשפעתם של כוחות ממשיים.
העיקרון של המבנה הפניאומאטי, ה-pneu, שאומץ על ידי חוקרים ביולוגים באירופה, נתן בידם אמצעי חדש לבדוק את המבנה והתפקוד הביומכאני של היצורים החיים, כפונקציה של מערכת הלחצים הפנימיים או חוזק המעטפת האופפת אותם. למשל, אם נחקור את צורתו הקמורה של שלד הסרטנים, וננסה לברר מהו הגורם האחראי לקמירות זו, נגלה כי לאחר ההתנשלות - המתרחשת מדי פעם, כשהשלד צר מהכיל את הגוף שגדל - רך מעטה השלד של הסרטן. אזי נקבעת הצורה הפניאומאטית של השלד נקבעת על ידי לחץ הנוזל הפנימי וגמישות המעטה שטרם הקשיח. הצורה הפניאומטית נשמרת אפוא גם לאחר כשהמעטפת הפכה מוצקה.



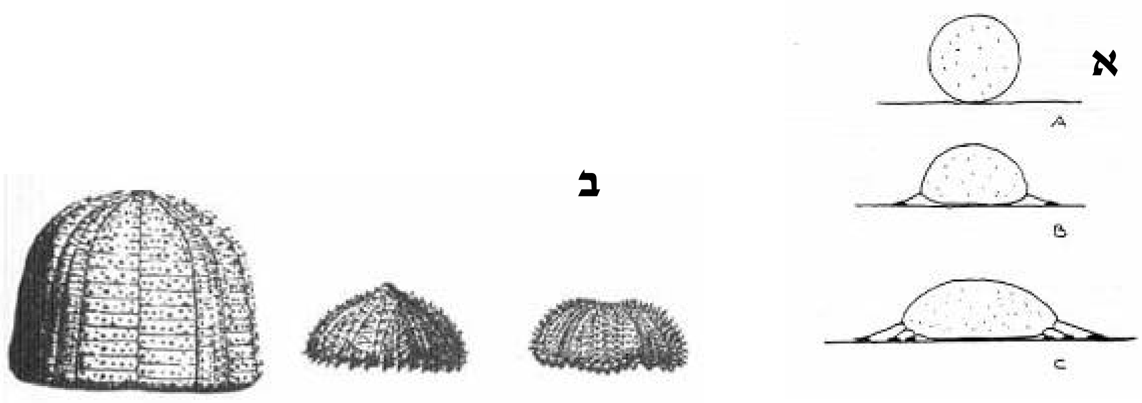
איור 43. (**א**) "טיפות" של נוזל על סוגי משטח שונים, השונים ביניהם בזוית המגע שביניהם: ככל שזווית המגע תהיה קטנה יותר כן תהיה הטיפה שטוחה יותר. גודל הזווית תלוי במתח הפנים של הנוזלים השונים (אנרגית השטח של המגעים). משמאל - זווית קטנה - הטיפה שטוחה (כמו זווית המגע בין מים וזכוכית-$<90^0$); הטיפה האמצעית - מים על משטח שומן ומימין זווית גבוהה כמו בין כספית לזכוכית (140^0).
(**ב**) גושי גבס שנוצקו בשקית פניאומטית ו-(**ג**) מבנים ארכיטקטונים המבוססים על העיקרון הזה (מקור: Stevens, 1974).

נשוב לענייננו - אם אנו מרמזים להפרת איזון כלשהו, כגורם להופעת תופעות לא-נורמאליות בשלד קיפוד-הים, הרי יש לבדוק את האיזון הביומכאני. בשני סוגי העיוות היו אפיונים, שהצביעו לכאורה על כוחות מכאניים - קריסת המבנה הכיפתי, דגמי "צביטות" ושקעים זעירים. שני אלה יכלו בנקל להיווצר אילו הופעלו על קיפודי-הים לא-קשיחים אילוצים מכאניים בעת גדילתם, כפי שאפשר ללמוד מהופעת דגמים כאלה, כתוצאה מפגיעה מכאנית (Chadwick, 1926). מאחר והראיות הצביעו על פגיעה סביבתית, העלינו השערה שלפיה שובש בקיפודי-ים אלה "מאזן לחצים" טבעי המווסת, אליבא ד'ת'ומפסון, את תהליך הגדילה והשקעת השלד, והוא הוא שגרם לגדילה בלתי מרוסנת בעיוות א', ולהתמוטטות מכאנית של "כיפת" השלד בעיוות ב'. כדי לאשר או לדחות השערה זו התחלנו לאסוף עובדות על ההתפתחות והגדילה של בני הקבוצה הזאת, ולחפש דרך לבדוק אותה בדרך של ניסוי.
ת'ומפסון הציע כי מיני קיפודי-ים רגולריים קטנים, שאינם צמודים בחזקה למצע, נוטים להיות כדוריים, והגדולים או כאלה שאחיזתם נמרצת יותר הם לרוב יותר פחוסים (באנלוגיה לאוהל עם יתרים **-איור 44 א'**), והצביע על "רגלי-המים" כעל הגורם לפחיסותם. מקרה מיוחד הם קיפודי-ים של מים עמוקים המורחבים כדי שלא ישקעו בטין ובוצה (**איור 44 ב'**). גם במקרה זה היוו רעיונותיו השראה לחוקרים מאוחרים יותר, אף שמרביתם לא נבדקו בפועל.

4. בניית השלד בקווצי עור

בטרם ניגשנו לבדוק את הגדילה בלוחיות השלד, נתנו דעתנו לאופן השקעת הסידן בשלד. כידוע, השקעת גיר בבעלי-חיים מתקיימת בתוך תאים מיוחדים לדבר - אוסטאוציטים או אוסטאובלאסטים - או מחוצה להם, בתאי מעטה הגוף (ממוצא אקטודרמלי), או בתאים פנימיים (ממוצא מזודרמלי), שם יכולה להיווצר רוויית גיר המופרש החוצה. בצמחים משקיעי-גיר - כאצות הגיריות - מייצרים תאי הגוף חומר אורגני, המכוון ומעורר את הסביבה הלא-אורגנית להפריש את הגיר. בבעלי-חיים נוצר הגיר לרוב במגע הסידן עם **מטווה אורגני** (organic matrix), רקמה המשמשת מצע להשקעת המינרל. המטווה תוחם את צמיחת גבישי הגיר, ושולט על כיוון צמיחת הגביש (לכל גביש צירי גיבוש מוגדרים היטב, ראה להלן), ובכך מעצב את צורתם המרחבית. בקווצי-עור שוקעים בעיקר גבישי גיר מסוג קלציט (אחת הצורות של שקיעת סידן פחמתי) שחלק מהסידן בו הוחלף במגנזיום. בשיניים גדל מאד ריכוז המגנזיום, המעניק להם קשיות יתרה.

שלד של קיפוד-ים נראה ומתנהג כביצה, או טיפה של נוזל על משטח מוצק



איור 44. ביומכאניקה של שלדי קיפוד-הים. (**א**) בלונים או אוהלים המחוזקים ביתרים - כאנלוגיה לצורת השלד של קיפודי-ים (Otto, F. in: Dafni, 1986b). (**ב**) פרופילים של קיפודי-ים החיים על גבי טין במעמקי הים (ע"פ Mortensen, 1935);

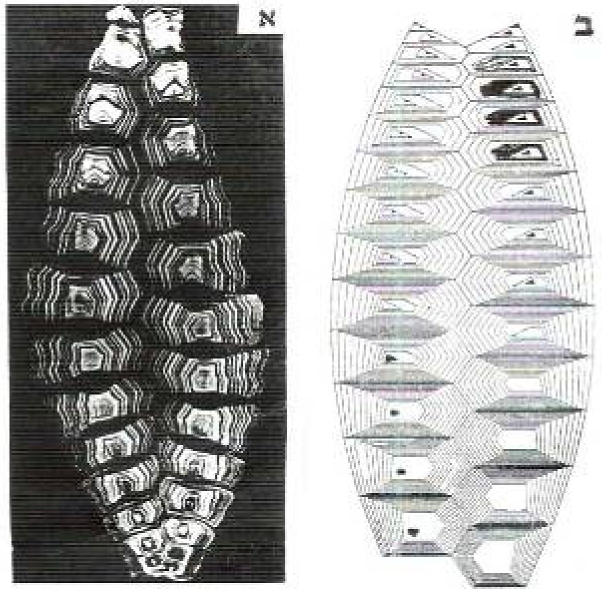
כבחולייתנים, גם כאן, נוצר גם שלד קווצי-העור ברקמה מזודרמלית. הוא עשוי **עצמיות** (ossicles) שהן תחילה קוצים מאורכים, ההולכים ומסתעפים עד שהם מקבלים צורות מרחביות שונות. רוב המידע על דרך השקעת השלד בקווצי-עור בא מהתבוננות בהווצרות קוצי השלד של עוברי קיפוד-הים. באחד השלבים העובריים, בשלב הגסטרולה - בו העובר הינו כדור זעיר העשוי תאים המקיפים חלל פנימי, ויש בו כבר שקע עמוק בקוטב התחתון המשמש כפה הקדמון **(איור 20)**, נפרדים כמה תאים מרקמת התאים הפנימית ומתקבצים בשתי נקודות בחלל הגסטרולה. התאים שולחים "רגליים מדומות" ונקשרים לפקעות מקובצות, שביניהן חלל חוץ-תאי מוגבל. בחלל זה נוצר גביש הגיר הראשוני. צורתו כדוקרן משולש-קצוות, אשר בהמשך הוא הולך ומסתעף למערך שלד תלת-ממדי. השלד העוברי עשוי מחטי שלד, המאוחדים למבנה "דמוי כסא", וקוצים שבסוף התפתחותו מאורכים למדי (**איור 20 א'**). לקראת הגלגול (מטמורפוזה) הולכים הקוצים העובריים ונעלמים כשהגיר מומס ונספג לגוף.

מכאן שהשלד איננו משהו אטום וקשיח כפי שסוברים. בלוחיות השלד של קווצי העור הבוגרים מבדילים בין שני מרכיבים: השלד עצמו העשוי מסת גבישי גיר, הנקראת **סטראום** (stereom), שהינו נקבובי, לבין ה**סטרומה** (stroma), שהיא רקמה אורגנית העשויה תאים חיים ופעילים, הממלאת את הנקבים שבסטראום. הסטראום עשוי למעשה מקוצי-שלד מיקרוסקופיים, המתפצלים תוך גדילתם לצדדים ומתאחדים מחדש, ליצור קורות גיר רצופות (**ראה איור 8**). על ידי מדידתה ושקילתה המדויקת של לוחית שלד של קיפוד-ים אפשר לגלות את משקלה הסגולי (=צפיפותה, או היחס בין משקל ונפח). התברר כי משקלו הסגולי של הסטראום של שלד קיפוד-הים - 1.2 ג'/סמ"ק - אינו עולה בהרבה על זה של המים (1.0 ג'/סמ"ק), בעוד צפיפותו של הגיר העשיר במגנזיום - המינרל הבונה את השלד - היא 2.73 ג'/סמ"ק. מכאן קצרה הדרך לחישוב נקבוביות השלד (אחוז הנפח התפוס על ידי החללים שבו) - **56%** = 100x(1.00-(1.20/2.73))
למעשה, לוחיות גיר צעירות הן יותר נקבוביות (**80-85%**)**,** מאשר לוחיות שהפסיקו לגדול. בבוגרות מוצאים נקבוביות של 50-60% בלבד. עוד ייחוד לשלד קווצי העור - רקמת הסטרומה האורגנית מורכבת מתאים בעלי דופן-תא דק, הגורם לה להתנהג לפחות כרב-גרעינית **- סינציטית** (Syncitium). כך שמבחינה פיזיקאלית לפחות זהו בעצם נוזל רציף, שבו שרויים המוני גרעיני-תא. לעובדה זו השלכה מעניינת: מזה עשרות שנים היה ידוע כי לוחית שלד של קיפוד-ים הינה מבחינה מינרלוגית ואופטית גביש רצוף, שבו כל מולקולות הגיר הנן באוריינטציה גבישית זהה. אין הדבר כך בשלד החולייתנים או בקונכיות הרכיכות, שהנם תערובת של גבישים ששקעו באוריינטציה אקראית. מצאו שהחומר האורגני המוכל בסטרומה מסוגל להשרות השקעת גיר בתנאי רווית-יתר של יוני הגיר, או לגרום לעיכוב בהשקעתו, בתנאים אחרים. במגעו עם הגביש גורם חומר הסטרומה להתעגלות משטחי ההשקעה, להבדיל מצורות גבישי קלציט מזוותים הנוצרים בהשקעה לא-אורגנית של גיר **(איור 42)**.
יש, עם זאת, חריג: הסטראום של קוצים ושיניים של קיפודי ים הם רב-גבישיים, באוריינטציה לא-זהה, מה שמוסיף להם גמישות וחוזק (ראו: Universitat Uppsala: Echinodermata ברשימת המקורות): **http://www.palaeontology.geo.uu.se/Kurser/Livets/echinodermata.pdf**.

5. דרך הגדילה הדיפרנציאלית של לוחיות השלד.

בשלב הגלגול מופיע בצידו של העובר ניצן הבוגר, בצורת כדור "נוזלי", ההולך ומתכסה בחיצוניותו בלוחיות שלד תואמות, ובקוצים. לוחיות אלה הן משני סוגים - לוחיות מנוקבות, דרכן יוצאים מתוך הגוף "רגלי-המים", איבר התנועה העיקרי של קיפודי-הים, הקרויות לוחיות **אמבולקרליות** (ambulacral plates) ולוחיות שלמות, גדולות יותר, ה**בין-אמבולקרליות** (interambulacral plates) הנקראות לעתים בין-רדיאליות (ראה לעיל **-איור 5**). מספר הלוחיות הנוצרות בשלב זה, הנערכות ב-20 טורים אנכיים - מהקוטב התחתון (אוראלי - אזור הפה) ועד לקוטב העליון (אבאוראלי - שבו פי הטבעת), הינו כ-5-4 לכל טור, אך מספר זה עולה בהתמדה עם הגיל. פי הטבעת מוקף בלוחיות האפיקליות, שמספרן קבוע לאורך כל חיי הפרט, ואילו בפתח הפה נמצא הפריסטום, שממרכזו משתרבב החוצה איבר הכרסום - "פנס אריסטו", העשוי חמש לסתות המורכבות מעשרות עצמיות גיר (**איור 13**). הקוצים הם חלק מהשלד, וכמותו גם הקוצים מכוסים ברקמה חופה - האפידרמיס. כל קוץ ניצב על גבי בליטה מעוגלת, מעין פיטמה המשמשת לו ציר, ומופעל על ידי מערכת שרירים טבעתית בבסיסו.
שלא כשריון הצב, המורכב ממספר לוחות קבוע, ואלו גדלות בהתמדה, שלד קיפוד-הים מוסיף לוחיות כל ימיו, בעוד הלוחיות הקיימות גדלות אגב התרחקן ממקורן - אזור הקוטב העליון. שלבים בגדילת הלוחיות נרשמים עליהן כקווי גדילה קונצנטריים, כקווי הגדילה שבשריון הצב, או כאלה הנראים בחתך גזעי עצים. את קווי הגדילה ניתן לראות לעתים על פני לוחיות השלד החי של קיפוד-הים, אך טיפולים שונים מבליטים אותו מאד בשלד המת **(איור 45 א')**. כבר ממבט ראשון אפשר להבחין כי גדילת הלוחיות הנה דיפרנציאלית - אינה זהה בכל הכיוונים. למעשה ניתן להבחין בדגם טיפוסי, שעיקרו גדילה שונה בכל אחד מהכיוונים המרחביים, בקשר מובהק עם מיקומה של הלוחית על השלד. כלומר, דגם הגדילה משתנה עם "נדידתה" של הלוחית, ותואם את מיקומה האנכי על פני השלד. בהמשך, הקדשתי מחשבה רבה לגורם המכוון או מבקר וקובע את הדגם הדיפרנציאלי, שאגב, - ונראה זאת בהמשך – השפיע על דגם הגדילה של קיפודי-הים המעוותים.

החוקר **ראופ** (Raup, 1968) עשה ניסיון לבדוק את הגדילה הדיפרנציאלית במישור התיאורטי. על ידי אימוץ מודל גידלה ממוחשב, שמבוסס על נתונים אמיתיים. הוא הראה שגדילת שולי הלוחיות משרטטת דגם טיפוסי, שניתן להציבו בנוסחאות, ולשרטט באמצעותו דגמי הדמייה תיאורטיים של קווי גדילה הדומים למדי לדגם האמיתי **(איור 45 ב')**. ראופ לא הניח במפורש כי הדגם שקיבל מקורו גנטי, אלא האמין שהוא מתקשר לסביבה המכאנית או הביולוגית שבה חי היצור, מבלי לפרש את השקפתו.
בעבודה זו הנחנו **שאין ללוחית השלד של קיפוד-הים "מידע טבוע פנימי", המכתיב לה כמה ובאיזה כיוון לגדול ולהשקיע את משקעי הגיר.** אם כך הוא, עלינו לחפש מהו הגורם שיקבע את קצבה ועצמתה של גדילת הלוחית בכיווניה השונים.
בטרם תיבדק ההשערה כי קצב הגדילה הדיפרנציאלי קשור בהשפעה של כוחות מכאניים, עלינו להקדים ולמצוא דרך למדוד ולתאר כמותית את הגדילה בכיוונים ההיקפיים השונים - בצורה יעילה ומיידית. במחקר זה בדקנו את דגמי הגדילה הדיפרנציאלית של כל לוחית בשתי שיטות שונות במקביל:



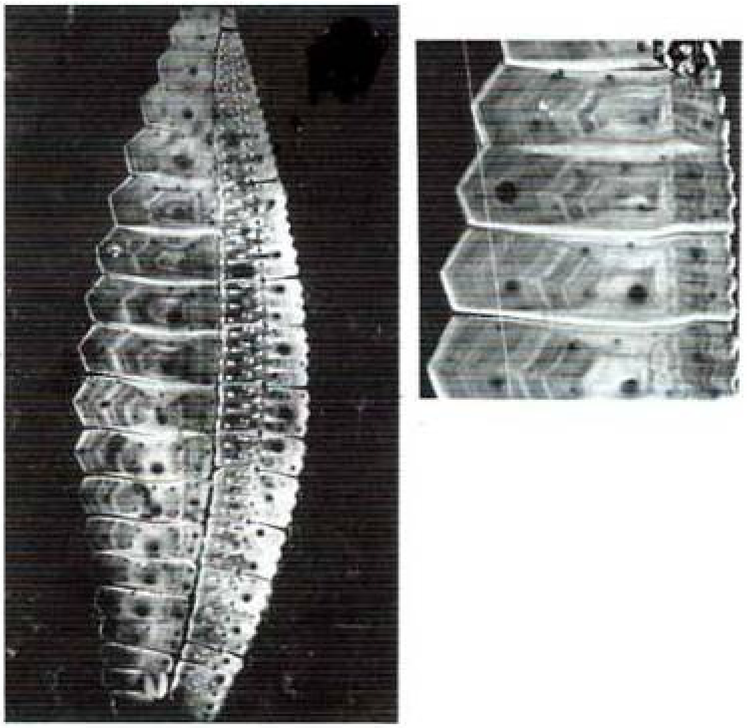
איור 45. (**א**) לוחיות שלד של קיפוד-הים *Strongylocentrotus*, המראות דגמי גדילה באמצעות הטכניקה של צריבה, ו- (**ב**) דגמי גדילה תיאורטיים, ששורטטו באמצעות מחשב, תוך הזנת נתונים דומים לאלה המופיעים בצילום השמאלי (מקור: Raup, 1968).

א.. על ידי צריבתן בחום של כ-300^0. בטמפרטורה זאת מופיעים קווי גדילה המתבלטים כשמשרים את הלוחית בממס קסילול, ונשארים בו כשמקבעים אותה ב**שרף קנדי** (Canada balsam). המדידה נעשתה על ידי בחירת קו-גדילה אחד, שרירותי, שהיה זהה (ועל כן בו-זמני) בכל הלוחיות. ממנו נמדד המרחק במ"מ לקצה הלוחית הסמוכה. מדידה זו קובעת את סך הכל הגדילה באותו כיוון מרחבי במשך הזמן שחלף מאז נוצר אותו קו-גדילה שרירותי בלוחיות השלד, ועד למותו של קיפוד-הים, דהיינו זמן שווה לכל הלוחיות **(איור 46)**.

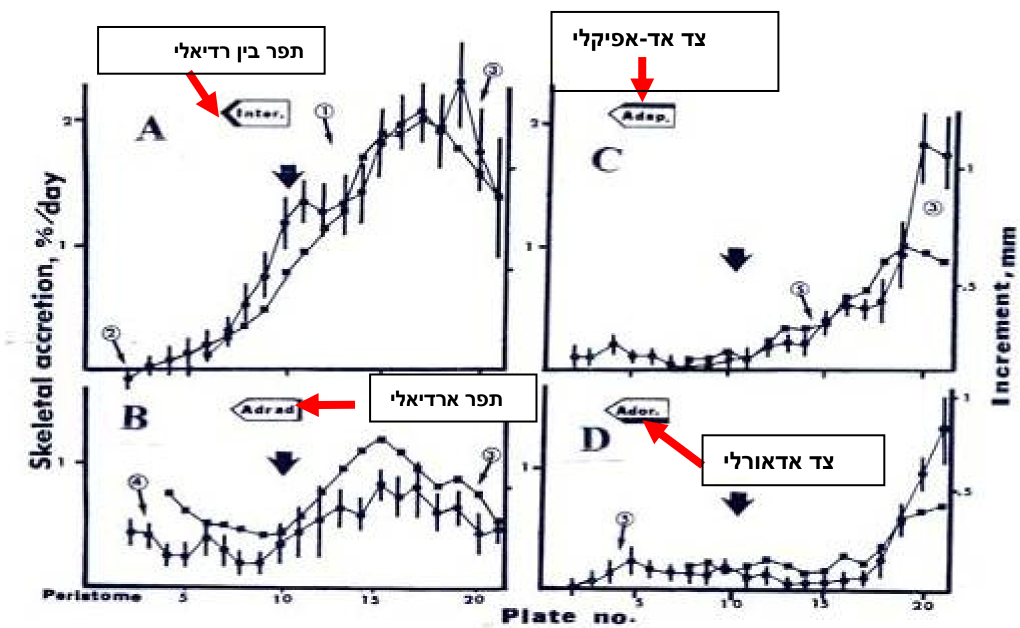
ב. שימוש באיזוטופ רדיואקטיבי. קיפוד-ים חי בגודל דומה לקודם הושרה במי-ים שהוכנסו לתוכם מים שהכילו סידן רדיואקטיבי ($^{45}CaCl2$), למשך כמה שעות. לאחר מכן הומת, שלדו נוקה ולוחיותיו הופרדו אלו מאלו. במכשיר חד גורדה והוסרה שכבת הגיר שבשפת כל לוחית, בארבעת כיווני הגדילה, ושחק הגיר שקולף ממנה הומס בחומצה, ועצמת הרדיואקטיביות שבו (היחסית לכמות הגיר הכללית שנוספה לשלד בשעות הניסוי) נמדדה באמצעות **מונה-נצנץ** (Liquid Scintillation Counter).

ג. שיטה שלישית, המקובלת בתחום מחקר זה, למדידת קצבי השקעת הסידן בשלדי קווצי-עור וחולייתנים, היא הזרקת חומר אנטיביוטי, טטרציקלין, המסתפח לשלד ומופיע כפס זוהר על חלקי הגיר המת, בקרינה אולטרה סגולה. שיטה זו לא הופעלה כאן.

ב**איור 47** נראה המתאם שנמצא בין הגדילה במ"מ, במשך כמה חדשים, לבין השקעת הגיר בשלד, ב%- ליום, כפי שנמדדו בשתי השיטות. דגם דומה להפליא לזה נמצא בשלדי קיפודי-ים רגולריים בים התיכון, בשיטת הטטרציקלין (Märkel, 1975). מכאן נסיק שלוחית קיפוד-הים עוברת מסלול קבוע של גדילה, התלוי בגילה ומיקומה על פני השלד. ככלל, היא גדלה בקצב יותר מהיר בכיוון האופקי ואיטי יותר בכיוון האנכי (יחס v/h נמוך - ראה להלן). כמו כן, קיים הבדל ניכר בין קצב הגדילה בעברה השטוח של הלוחית (אדרדיאלי) לגדילת התפר הזיגזגי (צידה המחודד של הלוחית - בין-רדיאלי).



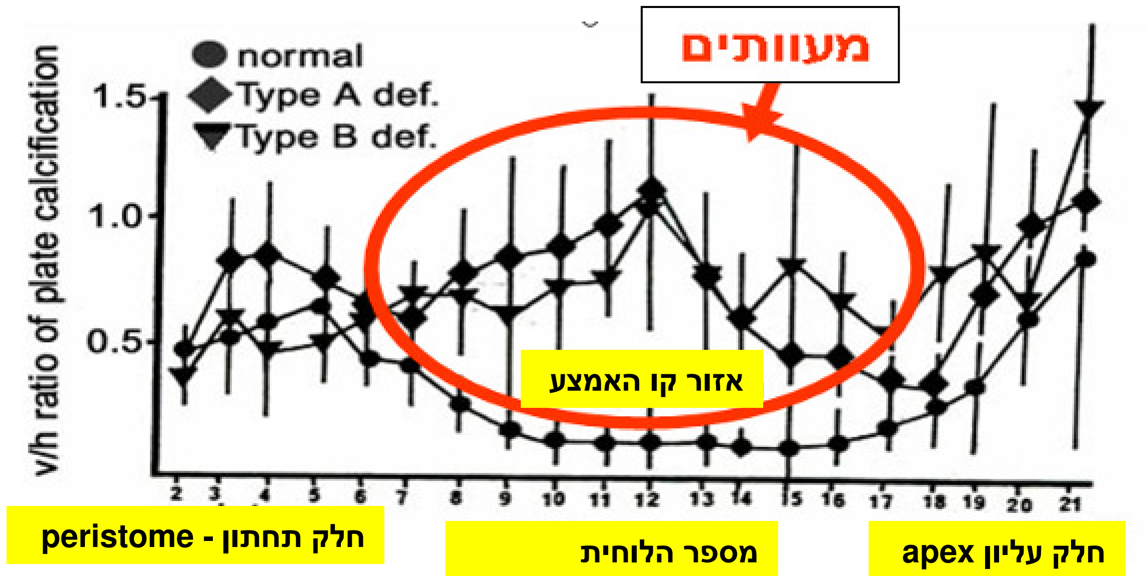
איור 46. דגמי צריבה בלוחיות שלד אמבולקרליות ובין-אמבולקרליות של קטיפן נורמאלי (לא-מעוות) שנתוני המדידה שלו מופיעים באיור 47.
חשוב לציין כי דגם כמעט זהה מופיע בכמה מיני קיפודי-ים רגולריים, ואפשר לזהותו כנורמאלי.



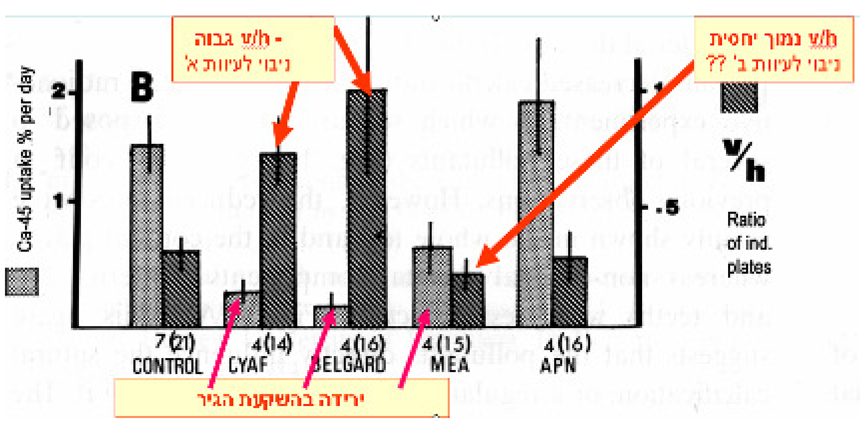
איור 47. בלוחיות השלד של קטיפן נורמאלי, כזה המתואר ב**איור 46**, המתאם שבין התוספת לשלד (במ"מ, סימנים מרובעים) וההשקעה הנמדדת בשיטה הרדיואקטיבית (% ליום, עיגולים) בכל אחד מכיווני הלוחיות ה**בין-אמבולקרליות**: A - בכיוון התפר הזיגזגי (אינטר-רדיאלי =בין-רדיאלי); B - בכיוון התפר שמולו (אד-רדיאלי); C - צידה העליון (אד-אפיקלי) ו-D - צידה התחתון (אד-אורלי) של הלוחית. מספרי הלוחית הם מלמטה למעלה, כשהעליונות הן ה"צעירות" ביותר.

דגם שונה נמצא בקיפודי-ים מעוותים, משני סוגי העיוות, שהיה גם שונה לכל פרט. אפיון בעל משמעות אנליטית, שניתן היה להגדירו בביטחון, הוא היחס שבין הגדילה וההשקעה בכיוון האנכי (**v**) לגדילה האופקית (**h**).

בלוחיות שבקרבת קו האמצע של השלד (אמביטוס) - **היחס v/h** הינו 0.2 לכל היותר בקיפודי-הים נורמאליים **(איור 48),** ואילו במעוותים, משני סוגי העיוות, היה המדד זה גדול פי 5 בקירוב. אך יותר משמעותי היה השימוש במדד זה לניתוח מהיר של השפעות מכאניות על הגדילה. אם נכונה השערתנו, כי אילוצים (או כוחות) מכאניים משפיעים על קצבי הגדילה הדיפרנציאלית, הרי שמדד v/h, אותו ניתן לבדוק במהירות באמצעות יונים רדיואקטיביים, ישתנה בתנאי ניסוי בו יופעלו כוחות מכאניים. מהם אותם כוחות מכאניים המסוגלים לכוון את קצבי ההשקעה והגדילה?



איור 48. יחס v/h - היחס שבין השקעת גיר בשפות הלוחיות הפונות בכיוון האנכי (v) (צירוף של C+D בגרף הקודם) לבין ההשקעה באלו הפונות לכיוון האופקי (h) - צירוף של A+B, לאורך טור הלוחיות האנכי בקיפודי-ים נורמאליים (עיגולים), ומעוותים משני הסוגים (משולש ומעוין). בציר האופקי - מס' הלוחית כנ"ל. עיגול אדום מסמן את ההבדל המובהק בלוחיות בקרבת קו האמצע (ambitus), המאפיין את המעוותים משני הסוגים. להלן ידובר על ערכו "הנבואי" של מדד זה בזיהוי מוקדם של עיוותי שלד.



איור 49
בניסוי רדיואקטיבי בו נחשפו קיפודי ים למזהמים, שניים מהם הם חומרים ששימשו בתחנת הכוח, בקרבתה נמצאו מעוותים מסוג א' ושניים הידועים בהשפעתם על מערכת הקולגן (ראו עמ' 52). נבדקו לוחיות שלד מאזור האמצע של השלד והן בשולי הלוחיות למציאת יחסי v/h.

6. מערכת המים וחוטי קשירה כמכווני הגדילה ויוצרי העיוותים

המערכת האמבולקרלית היא מערכת מכאנית לעילא. היא עשויה צינורירים הידראוליים, שלכל צינוריר (רגל-מים) בקצהו הרחוק כפתור הצמדה הנאחז בכוח בעצמים מוצקים באמצעות ריק (ואקום). בקצהו ה"קרוב" של הצינוריר שלפוחית (כזו של מתקן "חוקן" רפואי), הנמצאת בחללו הפנימי של הגוף. בהידחס השלפוחית (פעולת שרירים !) דוחף הלחץ הפנימי את הצינוריר, העובר דרך נקבי הלוחיות האמבולקרליות, ונשלף קדימה. אורכה של רגל-המים מצטמצם כאשר מתכווצים שרירי האורך שבדפנותיה.
כאמור, ערוכות רגלי-המים בחמשה טורים כפולים סימטריים בהיקפו של השלד, כך שקיפוד-ים חי צמוד, או מקושר, למקומו במאות "יתרים" בו-זמנית (**איור 44**). בעת התנועה אפשר להבחין בכמה שלבים בפעילות רגל-המים: (**1**) כפתור ההצמדה שלה משתחרר מאחיזתו הקודמת, (**2**) והרגל נשלחת קדימה להיאחז בעצם מוצק בכיוון הרצוי; (**3**) משנאחז בו כפתור ההצמדה, (**4**) מתכווצים שרירי ה"רגל" ו-(**5**) היא מושכת את הגוף כולו אחריה. כך פועלת כל רגל-מים בתורה. גם בתנועה מהירה אין קיפוד-הים מזניח את יציבות אחיזתו בקרקע אף לרגע. למעשה, מקורה של כל רגל-מים בלוחית שלד אמבולקרלי אחת, וכתוצאה מלחצה נמתחת הלוחית באופן קבוע כלפי חוץ ובכיוון ממוצע למטה. סך הכל הכוחות-לחצים מכאניים הפועלים על כל השלד הוא אפוא כלפי ההיקף ולמטה.

7. השפעת לחצים מכאניים על המורפולוגיה של שלד קיפוד-הים

להשערה כי לרגלי-המים, המצמידים או קושרים את קיפוד-הים למקומו, השפעה ביומכאנית על צורת השלד, כמה הוכחות נסיבתיות: **מור** (Moore, 1935) ו-**ניקולס** (Nichols, 1982) הראו כי קיפודי-ים רגולריים החיים בבתי גידול מוצקים נוטים להיות בעלי מבנה גוף משוטח מאלה החיים על מצע רך, שם חלשים יותר הכוחות אותם יפעיל קיפוד-הים. עם זאת לא הועמדה ההשערה מעולם לניסוי מבוקר.

<u>ניסוי 3 העברת קיפודי ים ממצע מוצק למצע חולי וחזרה</u>
בניסוי זה העברנו קיפודי-ים ממצע אבן מוצק למצע רך - חול - ועקבנו, לאורך זמן, אחרי ממדיהם, ובמיוחד על היחס שבין הגובה והקוטר (H/D). ואכן, במהלך 42-17 ימי הניסוי חלו שינויים ברי-מדידה ביחסי גובה/קוטר של קיפודי-ים אלה (**טבלה 4**). בניתוח דגמי ההשקעה של סידן בלוחיות השלד הבחנו בשינויים במדד v/h (לעיל). אם בקיפודי-ים מהסביבה הסלעית הייתה השקעת הסידן בכיוון האנכי כ0.2- מאשר באופקי, באלה שהועברו בניסוי לסביבה חולית הגיע יחס זה לפי 5 - 1.0. כך אישר גם הניסוי הרדיואקטיבי, המיידי, את התוצאות שנתגלו בניסוי לטווח ארוך. ביקורת זו אישורה את אמינות השיטה הרדיואקטיבית שהופעלה על ידי.

טבלה 4 : השפעת העברת צעירי קטיפן מקרקע סלעית לחולית ולהיפך (ניסוי 2)

קבוצת הניסוי	גודל המדגם	מדידות בתחילת הניסוי		משך הניסוי	מדידות בסוף הניסוי		ערכי - ומובהקות סטטיסטית
	מספרים	קוטר ממוצע, ממ	H/D ± SD	ימים	קוטר ממוצע, ממ	H/D ± SD	
א. העברה למצע חולי-רך (עלייה ב- H/D)							
בקורת	11	21.05	0.542±0.023	70	26.36	0.539±0.020	0.33(-)
ניסוי א	10	28.71	0.529±0.028	38	30.27	0.559±0.035	2.12 * *
ניסוי ב	18	10.59	0.539±0.034	42	26.44	0.572±0.026	3.27 * * *
ניסוי ג	19 (21)	36.35	0.537±0.032	17	36.8	0.557±0.031	2.00 * *
ב. העברה למצע מוצק – סלע (ירידה ב- H/D)							
ניסוי ג	16 (19)	36.81	0.557±0.028	30	37.75	0.541±0.028	1.68 *

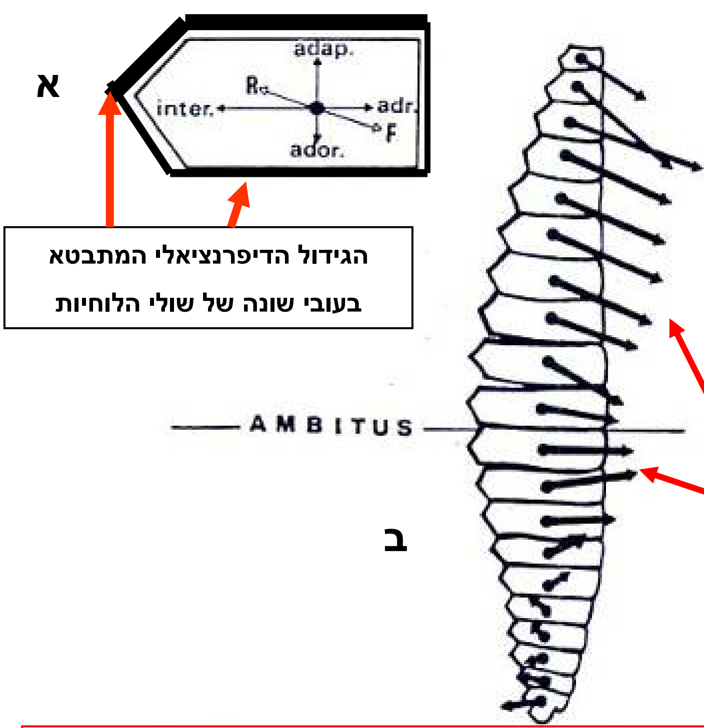
מבחן סטטיסטי דו-צדדי: (-) לא מובהק; (*) מובהק p<0.1 (**) יותר מובהק p<0.05 (***) מובהק מאד p<0.01

8. תפקיד החוטים המזנטריאליים במערך הביומכאני

כאמור, מציעה השערת העבודה כי יחסי הגדילה-השקעה בשפות הלוחיות השונות מבטאים לחצים מכאניים השוררים ביניהן. כבר נוכחנו כי רגלי- המים מסוגלים להפעיל לחצים כאלו. אם נשוב ללוחיות, יש לשער כי בתפר בין שתי לוחיות הנדחסות זו לעברה של זו - תקטן ההשקעה, ולו רק משום שהנפח העומד לרשות צמיחת הגבישים מצומצם ואין הם יכולים לדחוף את הלוחית העומדת מולם. לעומתה, משיכת הלוחיות לעברים מנוגדים מעודדת גדילה והשקעת גיר, משום שהיא פוערת רווחים בתפר. כללית, מותר להניח שלוחית הנתונה במערך לחצים אחיד תגדל ותשקיע בקצב אחד בכל כיווניה, ולהפך - אם הלחץ אינו אחיד, או הלוחית נמשכת לכיוון כלשהו - ייווצר סביבה מערך השקעה לא-סימטרי, שעיקרו השקעה מרובה בכיוון הנמתח, ואי-השקעה בכיוון הנדחס. מכאן שניתוח דגם ההשקעה הלא-סימטרי של לוחיות השלד של קיפוד-הים עשוי לשחזר את כיווני המתיחה-דחיסה של הלוחית בעת גדילתה, אם היו כאלה.

הניתוח (**איור 48**) מראה כי בשני סוגי העיוות הייתה ההשקעה רבה יותר בכיוון האנכי (v/h גדול יותר מאשר בקיפודי-ים לא מעוותים. כדי לשחזר את דגם המתיחה-דחיסה יש להניח כי הגדילה (או השקעה) בפועל יחסית למתיחה וההפך. כמובן, יש לזכור כי מתיחה-דחיסה הם דבר והיפוכו - מתיחה הפוכה לדחיסה.

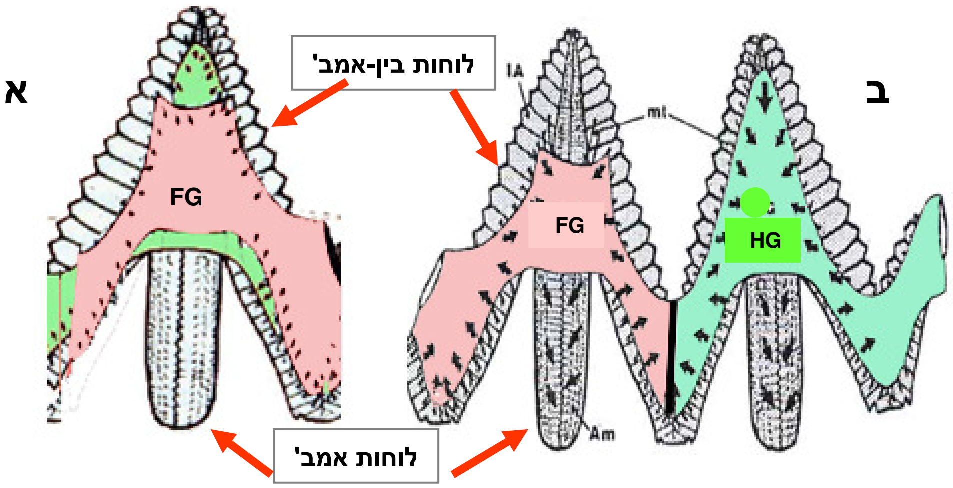
בהמשך "תרגמנו" את קצבי ההשקעה או הגדילה שנמדדו בכל אחד מכיווני ההשקעה בשפת הלוחיות הבין-אמבולקרליות בטור שלם, לוקטורים (חצים המתארים את עצמת ההשקעה וכיוונה), ואותם חיברנו בחיבור וקטורי (שעיקרו: וקטורים בכוון זהה מצטרפים יחד לוקטור המאוחד באותו כיוון, ואילו וקטורים בכוונים מנוגדים נגרעים זה מזה, וכיוונם הוא כיוון הוקטור הגדול; לוקטורים בכיוונים שונים במרחב יש וקטור שקול, המחושב באמצעות מקבילית כוחות).



איור 50. (**א**): לוחית אופיינית וכיוונים ממוצעים של גדילה והשקעת הגיר ב-4 כיווני ההשקעה, שלהם חושב ממוצע, ו**וקטור שקול**, **R**, שממנו חושב **הכיוון הממוצע של המתיחה** המתבטא בוקטור **F**, (**ב**) חישוב ערכי F לטור שלם של לוחיות בין-רדיאליות (בין-אמבולקרליות), כשהקו האופקי מציין את קו-האמצע של השלד (ambitus)

וקטורי מתיחה (F) מוצעים לכל לוחית

תרגום קצבי ההשקעה לכיוון שקול והקבלתם בכיווני המתיחה של החוטים בשלד עצמו



איור 51. יישום ממצא הוקטורים שנמצאו על לוחיות בין-אמבולקרליות (**א**) שני הפיתולים (**איור 14**) מכסים זה על זה ו- (**ב**) הפרדה כדי להבחין בהבדלים ביניהם. (**IA**- ראה **איור 45**) והקשר בינם לבין החוטים המזנטריאליים (mt) המקשרים את המעי לשלד. משמאל (בורוד) הפיתול הקדמי של המעי (**FG**) ומימין (בירוק) הפיתול האחורי (**HG**), המתחבר אל השלד קצת מעל לאמצעו. החצים מתארים את כיווני המשיכה האפשריים, התואם את דגם הוקטורים **(איור 50).**

בעקבות ניתוח זה חושב לכל לוחית **וקטור שקול R** (**איור 50 א'**), המייצג את כיוון השקעת הגיר הממוצעת בו. בהסתמך על ההנחה דלהלן, הצענו כי לכל וקטור השקעה (**R**) קיים וקטור מתיחה (**F**) שגודלו יחסי ל-R, אך כיוונו הפוך, שכן משיכת הלוחית בכיוון אחד, גורמת להשקעה בכיוון המנוגד. ניתוח כזה לכל הלוחיות של טור אחד מוצג ב**איור 50 ב'**. דגם זה מציע אפוא כי קיים דגם טיפוסי של כוחות מתיחה הקשורים ללוחיות: בעוד שהלוחיות העליונות נמתחות בכיוון התפר הגובל בלוחיות האמבולקרליות (תפר אדרדיאלי), וכלפי מטה, הלוחיות שמתחת לאזור "קו המשווה" (האמביטוס) של השלד נמשכות כלפי מעלה, ובהדרגה הופך כיוון המשיכה לעבר התפר הבין-רדיאלי.

בשלב זה התחלנו לחפש גורם כלשהו, המפעיל כוחות מתיחה ממשיים על הלוחיות, אליו ניתן לשייך את הוקטורים הללו. ואמנם, נמצאה זיקה מובהקת בין הדגם המרחבי של הוקטורים הללו לבין הדגם המרחבי של מערכת החוטים המזנטריאליים, חוטי רקמה דקיקים באמצעותם "תלוי" המעי כוילון על צידן הפנימי של אותן לוחיות (**איור 52**). אנו מציעים כאן כי מערך הכוחות המכאניים, המופעל על ידי החוטים הללו על הלוחיות, הוא הגורם האחראי להשקעה הדיפרנציאלית של גיר בלוחיות. ננסה להציג כמה <u>ראיות נוספות:</u>

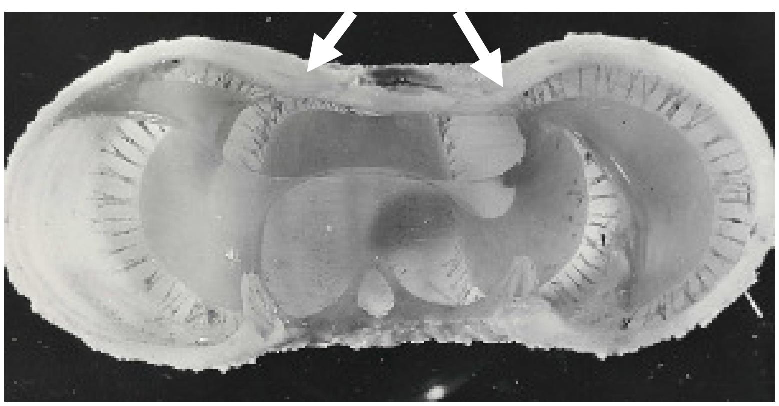
1. **צילום מיקרוסקופי** (**איור 53**) של חוטים אלה מראה כי למרות שהם עשויים בעיקר קולגן אלסטי, שזורים בהם סיבי שריר, המקנים לחוטים כושר התכווצות, ויכולת להפעיל כוחות ממשיים.
2. ראיה אחרת היא מתחום האנטומיה המשווה. כשבודקים קיפודי-ים אחרים, מגלים כי רקמה זהה לזו של החוטים המזנטריאליים ממלאת תפקיד ביומכאני מובהק, וביעילות רבה, בקיפוד-הים **ארסנית** (*Asthenosoma*), החי באילת, שלד גמיש מלוחיות החופות זו על זו ומערכת הומולוגית למערכת החוטים המזנטריאליים המכונה "שרירים מזנטריאליים" ייחודית לקיפוד-ים זה, המשנה את כל צורת הגוף – מגביהתו, מפחסתו או מאריכתו- בתוך שניות ספורות **(איור 54).**

התבוננות מדוקדקת במערכת השרירים הרדיאליים הייחודית מראה כי המערכת הזאת הומולוגית למערכת החוטים המזנטריאליים שבקיפודי-הים ה"רגילים" (לא בכדי קרויה מערכת שרירים זו בשם **שרירים מזנטריאליים** - Jensen, 1985). שרירים אלה שונים משרירים אחרים בקווצי-עור בכך שאינם מגיבים לחומרים מעוררים כמו אדרנלין, דופאמין ואחרים, אשר תגובתם בשרירים אחרים בולטת (Amemiya & Tchuchia, 1979), הווה אומר - רקמת שרירים ייחודית, אולי ממוצא שונה.

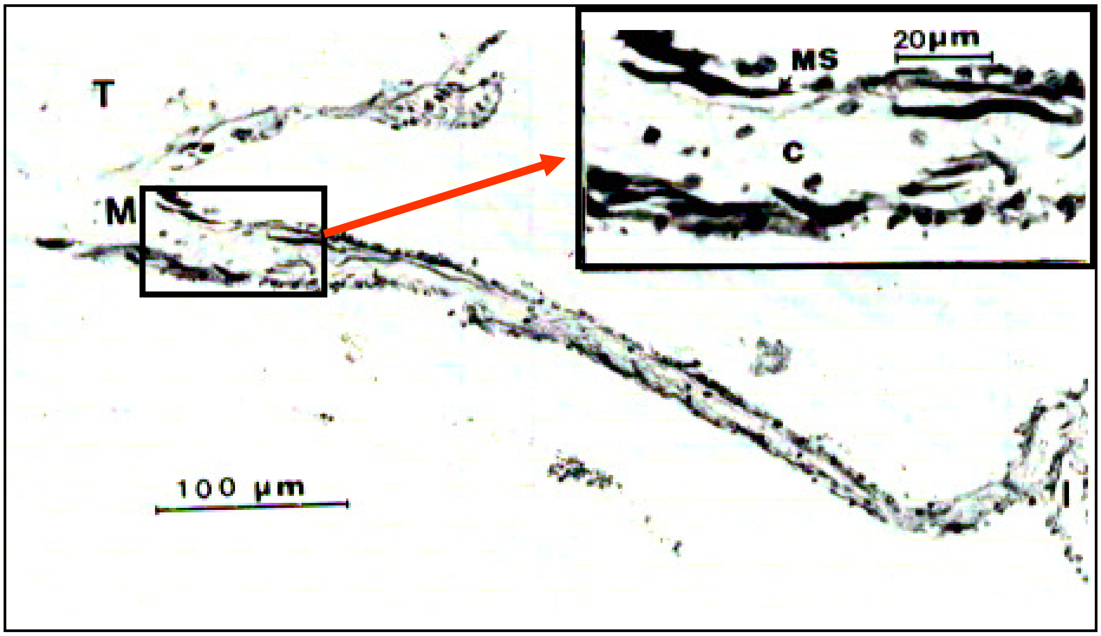
3. בשלדם של קיפודי-ים שונים רואים בליטות על שטחה פנימי של הלוחית, בנקודות המגע שבין החוטים המזנטריאליים והשלד, המעידות על כי פועלים כאן כוחות מתיחה משמעותיים **(איור 55)**.

מכל אלה מסתבר, שאם אמנם קיימת משיכה של הגוף כלפי מטה, כפי שהציע ת'ומפסון, הרי שהלוחיות האמבולקרליות - דרכן יוצאת רגל-המים מתוך שלדו של קיפוד-הים - חייבות להשקיע יותר גיר בצידן העליון, שאינו בכיוון המתיחה, מאשר בתחתון. ואמנם, כשנמדד דגם ההשקעה של הלוחיות האמבולקרליות, בשתי השיטות, הוכח בבירור כי הן מראות אכן דגם השקעה וגדילה כזה. דגם כזה נמצא גם בקיפודי-ים אחרים (Märkel, 1975).

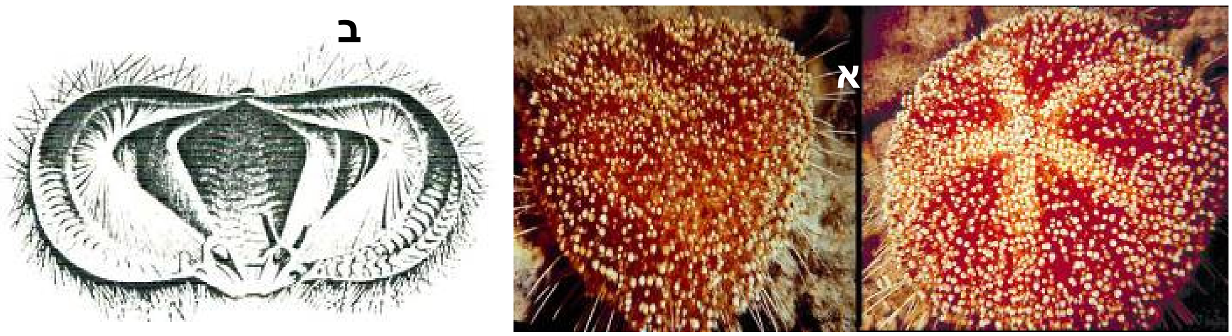
4. בהמשך חיפשתי דרך להוכיח כי השקעת הגיר לאורך התפרים הבין-לוחיתיים, הקשורים זה לזה בסיבי קולגן, מושפעת ממתיחה או דחיסה, על פי ההשערה שהוצגה לעיל. לצורך זה נערך הניסוי הבא.



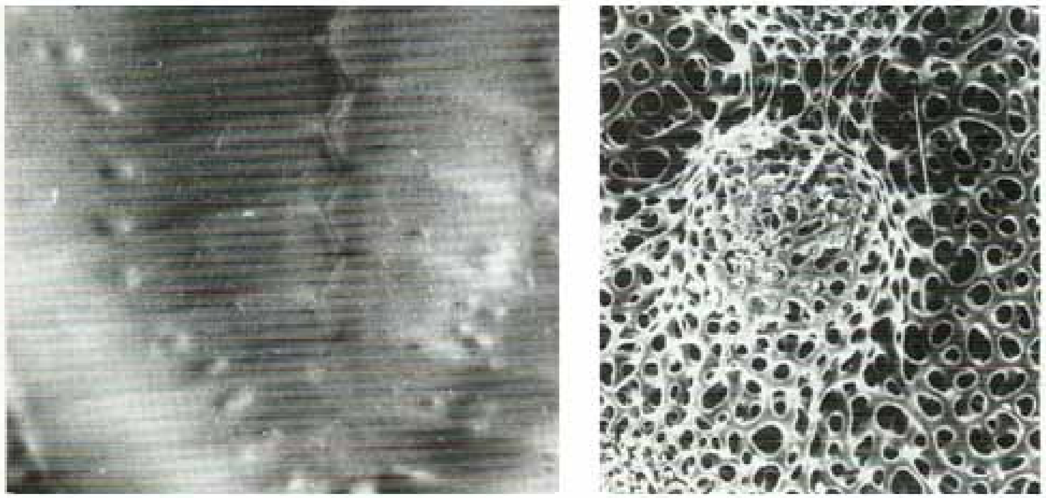
איור 52 . חתך אמצעי בשלד של קטיפן, המראה את פיתולי המעי, והחוטים המזנטריאליים התומכים בו, ומתקשרים אל דופן השלד הפנימית. החיצים מצביעים על נקודות האחיזה העליונות.



איור 53. צילום מיקרוסקופי של חוט מזנטריאלי (**M**) המראה - בצביעה מיוחדת - **סיבי שריר** (**MS**) במטווה של רקמת חיבור קולגנית (**C**), המחוברים לשלד (**T**). קנה המידה - 0.1 מ"מ.[11]



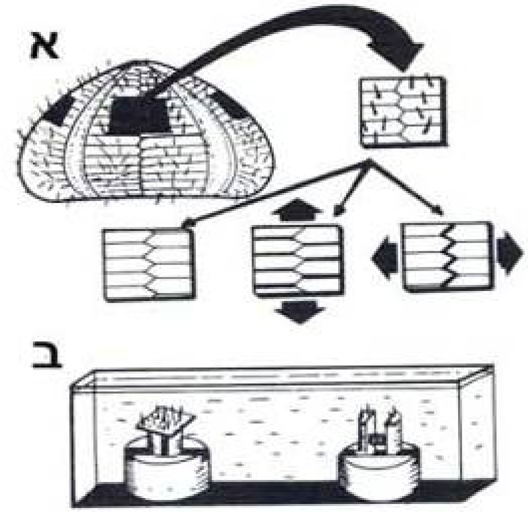
איור 54. (**א**): שני מצבים של **ארסנית ים-סופית**, המשנה צורה ברגע (צילום: א. קולורני); (**ב**): רקמת שרירים מזנטריאליים שתוארו מקיפוד-הים הגמיש **ארסנית** (*Asthenosoma*) (מקור: Sarasin & Sarasin, 1888)



איור 55. דגם הבליטות על השטח הפנימי של לוחיות בין-רדיאליות של קטיפן. הבליטות הנן מקום ההיאחזות של החוטים המזנטריאליים בשלד (**השוו עם איור 51**). משמאל - הגדלה פי 5; מימין - הגדלה פי 200 לפחות (במיקרוסקופ סורק) (מקורית).

ניסוי 4

בניסוי זה רצינו לבדוק האם יש הבדל בין קצב השקעת הגיר בשלד בתנאי מתיחה ניסויים שונים, בקיפוד-ים חי. בתצפיות ובדיקות קודמות, וכן מניסויים בבעלי חיים אחרים, נמצא כי גם חלקי שלד (קוצי קיפודי-ים, חלקי שלד גולגולת של יונקים), שנקטעו מהגוף עצמו והוחזקו בתוך מי ים, **ממשיכים להשקיע גיר במשך כמה שעות**, אם כי במידה מופחתת מאשר במיקומם על השלד החי.
חמישה ריבועים נחתכו באמצעות דיסק חיתוך מקטיפנים חיים, מהאזור הבין-רדיאלי, בשטח של 2.5 ס"מ^2 כל אחד (איור 49 א), והוכנסו למכל שבו מי-ים מאווררים ומוארים היטב, בטמפרטורת חדר. הקטעים שופדו על גבי מתקן מטפלון, שעליו שני התקנים נעים המתוארים ב**איור 56 ב'**. התקנים אלה נשאו שני חלקים נעים בקוצים בחלקם העליון, שקוצים חדים עליהם. בין ההתקנים הוכנסו קפיצים בעוצמה של 50-100 ג' שיצרו ביניהם מתח. הריבועים שופדו כך שחלק מהמתיחה של הקוצים פעלה בכיוון האופקי (ימין ב**איור 56 א'**) או בכיוון האנכי (אמצע **באיור 56 א'**). כביקורת שימשו קטעים שננעצו על ההתקן, אך לא הופעלה עליהם מתיחה כלשהי. למים הוכנס איזוטופ סידן רדיואקטיבי ($^{45}CaCl_2$) למשך 12 שעות. בתום הניסוי הועברו הריבועים למי-ים נקיים ונוקו. לאחר ייבושם נבדקה תכולת הסידן בשולי הלוחיות בשיטה שתוארה לעיל (**עמ' 60**)



איור 56. (**א**) קטיפן חי שנחתכו ממנו מרובעים לשם מדידת מידת ההשקעה בתנאי מתיחה המתוארים בחיצים העבים – לצדדים (מימין) בכיוון האנכי (אמצע) וללא מתיחה (שמאל) . (**ב**) מתקן המתיחה בתוך מכל מים שלהם הוכנס חומר רדיואקטיבי. מימין נראה המתקן ללא מרובע שלד, ומשמאל כשמרובע משופד עליו.
התוצאות מופיעות **בטבלה 5**

טבלה 5

השפעת מתיחה מכאנית של מרובעי שלד של קטיפן חי (**א**) בקצבי השקעה ו-(**ב**) ביחס בין השקעה בכיוון האנכי (**V**) והאופקי (**H**) לאורך תפר שולי הלוחיות במרובעים שעברו מתיחה בכיוונים השונים – אופקי, אנכי וללא מתיחה. בסוגריים – מס' הלוחיות שנבדקו לכל טיפול. התוצאות נבדקו במבחן T ומידת המובהקות בתחתית הטבלה (מקור: Dafni, 1984).

א. השקעת סידן בשלד (% day^{-1} ±SD x 10^3)

Individual no.	Parts analysed	Direction of stretching: Horizontal	vertical	control	Comparison between: Hor-vert	vert-cntrl	hor-cntrl
Y-23A	Whole plates	----	30+10 (17)	22±5 (18)	----	1.39*	-----
Y-9	Sutural edges	104±55 (10)	----	64±24 (13)	----	----	1.63*
Y-12	"	108±26 (20)	82±21 (22)	74±11 (9)	1.32***	1.1 (-)	1.46***
Y-17	"	64±14 (18)	68±13 (19)	----	0.94 (-)	----	----
Y-20	"	87±47 (15)	49±26 (20)	42±20 (9)	1.77***	1.17 (-)	2.07*

ב. השפעה על יחסי v/h

Individual no.	Parts analysed	Horizontal	vertical	control	Hor-vert	vert-cntrl	hor-cntrl
Y-9	Sutural edges	0.47±0.19 (10)	----	1.11±0.64 (13)	----	----	0.42***
Y-12	"	0.71±0.22 (20)	1.09±0.26 (21)	1.20±0.34 (9)	0.65***	0.91 (-)	0.59***
Y-17	"	0.73±0.25 (18)	1.17±0.48 (19)	----	0.63***	----	----
Y-20	"	0.12±0.11 (15)	0.26±0.28 (20)	----	0.46 (-)	----	----
Y-23	"	0.47±0.16 (19)	0.73±0.42 (30)	----	0.65*	----	----

Level of significance: (-) N.S.; * ,p<0.05; **, p<0.01; ***, p<0.005 — **מובהקות במבחן t דו- צדדי**

התצפיות הראו כי לא חלה תמותה בתנאים הללו במשך יומיים, שבהם גם הקוצים המשיכו לנוע וגם "לסתות" הקצבתים במרובעים המושתלים המשיכו להפתח ולהיסגר. קצבי ההשקעה כפי שנמדדו באיזוטופ הרדיואקטיבי, היו 5-10% מהקצבים בקיפודי-ים שלמים. למרות זאת, הדגם היה יציב וקבוע בהשקעה, ודומה למדי לדגם שנמצא בקיפודי-הים השלמים.

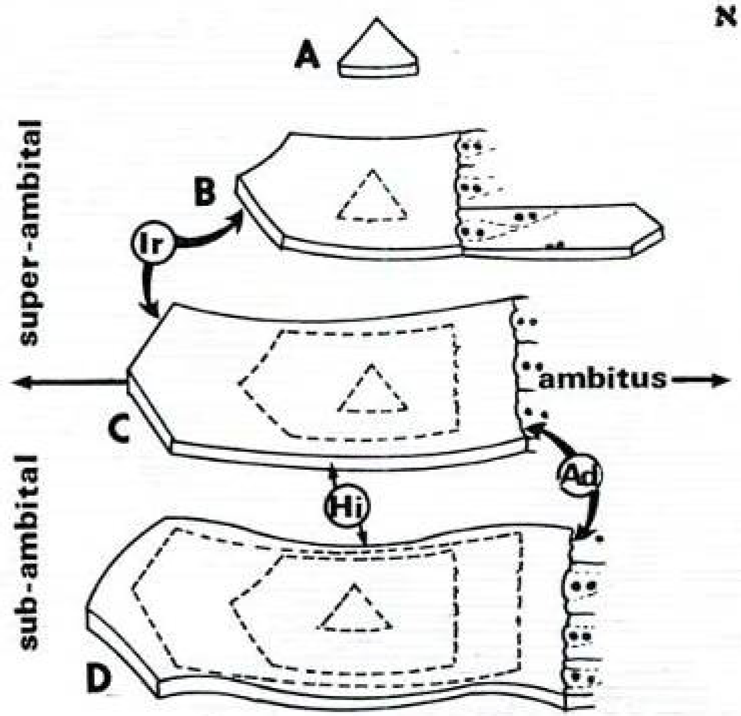
התוצאות מוצגות ב**טבלה 5**. הטיפול במתיחה האנכית כנגד ביקורת הראה קצב גבוה (1.39) בכל המרובע (y-23A) במובהק מזה שנמצא בביקורת. ההשקעה בשולי הלוחיות בהשפעת מתיחה אופקית נתנה תוצאות גבוהות ומובהקות מאלה של המתיחה האנכית, ברוב הדגימות. המתיחות האופקיות השפיעו גם על היחס שבין השקעה בשוליים האופקיים של הלוחיות (**H**) לבין השוליים העליונים-תחתוניים (**V**). היחס **v/h** היה בין 0.73 ל-1.17 במתיחות האנכיות ו- 0.47-0.73 במתיחה האופקית. באלה שלא עברו מתיחה היחס **v/h** היה 1.11-1.20 רק באחת הדגימות נמצאו יחסים שונים, לא מובהקים.

יש לזכור שגם בתנאי הביקורת, המרובעים שהוצאו מהתבנית ה"לחוצה" בה הם נתונים בשלד החי, יש למעשה שינוי במערכות הלחצים. כלומר, גם קבוצת הביקורת הייתה שונה מהתנאים בטבע.
למעשה, למרות התנאים הלא-טבעיים, נמצא יחס קבוע ויציב בין כיווני ההשקעה בלוחיות עצמן, ובעיקר בשולי הלוחיות. יש לזכור כי ברוב הניסויים, בהם נעשתה מניפולציה כלשהו בקיפודי-ים חיים, התוצאות אף פעם לא היו זהות, ולעתים אפילו לא משקפות את המציאות הבלתי מופרעת. **מכאן הסקתי כי תהליך הגדילה מתרחש בתנאים של חוסר עקה.** במצבי עקה, קיפודי-הים משקיעים פחות וקצב גידולם נמוך מאשר בטבע. זה התאים להשערה כי השקעת הגיר בשלד של קיפודי-הים נובעת מלחץ פנימי, המרחיק את הלוחיות אלה מאלה, ויוצר רווח זעיר, שבו מתרחשת השקעת הגיר (ראה בהמשך, המודל הביומכאני).

9. מודל בועות הסבון בלוחיות השלד של קיפוד-הים.

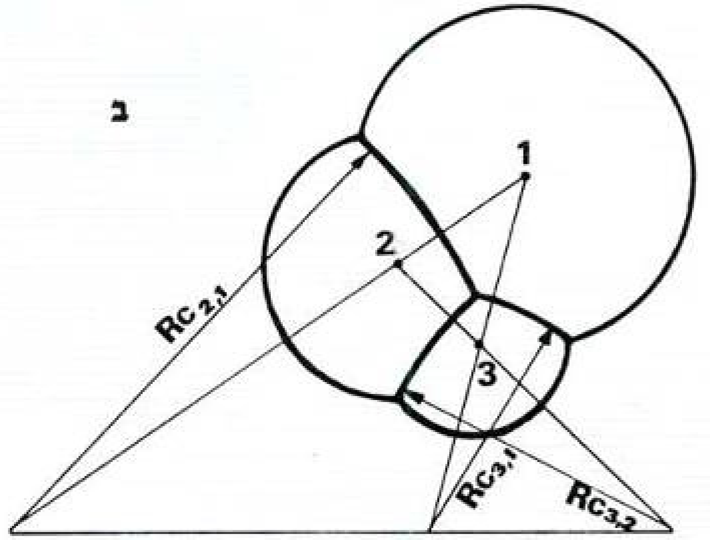
עוד גילוי מעורר-תמיהה של ת'ומפסון (D'arcy-Thompson) הוא דמיון מוזר שבין קווי התפר של לוחיות השלד של קיפודי-ים לצורת הדפנות של בועות סבון. גם החוקר ראופ (Raup) הראה כי ברווח שבין שתי לוחיות-שלד **שוות-גודל** לרוב יימצא תפר ישר, ואילו תפר בין לוחיות **לא-שוות** יהיה לרוב קשתי, כשדופן הלוחית הקטנה "מתקמרת" במגעה עם הגדולה יותר, ה"מתקערת" כנגדה **(איור 57)**, באנלוגיה לצורת הדופן של בועות סבון. בעקבנו אחרי קווי הגדילה של הלוחיות נראה כי אכן, קמירותם של קווי התפר בלוחית בין-אמבולקרליות משתנה עם שינוי מיקומה היחסי על פני השלד, ועל פי יחסי-הגודל השוררים בין הלוחית לבין לוחיות סמוכות, כפי שצפוי ממודל בועות הסבון.
קמירותן של בועות סבון מוסברת בכך שהבועה מאוזנת בין לחץ הנוזל הפנימי ומתח פנים הנוצר על פני הקרום החיצוני . ככל שיגבר הלחץ הפנימי, תגדל הבועה, עד שיעצור בעדה מתח הפנים, וייוצר איזון שיקבע את גודלה. בבועה קטנה גדול הלחץ מאשר בבועה גדולה באותם תנאים. לכן, דופן משותפת לשתיהן תהיה קעורה או קמורה, בהתאם ליחסי הגודל שביניהן, המבטאים יחסי לחץ פנימי. ראופ שאל וכמותו שאלו חוקרים אחרים: כיצד נסביר את העובדה שלוחית קשיחה מתנהגת כבועת סבון, עד כדי כך, שניתן להחיל עליה מודל פניאומטי, התקף אך ורק לנפחי נוזל או גז?
הצענו כי סתירה זו לכאורה ניתנת ליישוב אם מתעמקים בהרכב והמבנה הפנימי של הלוחית. כאמור (**איור 8**), שלד קיפוד-הים הינו נקבובי, ונפח הגיר שבו אינו עולה בדרך כלל על מחצית הנפח הכללי. מכאן שמדובר בגוף חלול, שתוכנו, אם אינו מוצק, עשוי להיות תחת לחצים הידראוליים. בנקבי הסטראום נמצא את ה**סטרומה**, שהינה רקמה פלאסמטית, אל-תאית (סינציטית - ראה **עמ' 58**) ולכן רצופה. עובדה נוספת שנתבררה היא שכל לוחית, שממדיה יכולים להגיע לכדי כמה ס"מ, **הינה מבחינה מינרלוגית גביש אחד** (כלומר, הגיר המושקע בלוחית רציף, ולו כיוון מרחבי זהה, השונה מזה של הלוחיות הסמוכות). דופן הלוחית, העשוי קרומים גמישים, מהווה מחיצה רציפה (Moss & Meehan, 1967), אנלוגית לדופן הבועה, ולחץ הסטרומה המוכלת בה אנלוגי ללחץ הנוזל או הגז הממלא את חלל הבועה. קרום חיצוני רציף הכולא נוזל פלסמטי רצוף, שאינו מחולק לתאים, הם תנאים הכרחיים להיווצרות בועה פניאומטית. ואכן, אם נתעלם מהמילוי הגירי, חלל הלוחית מתנהג כבועה לכל דבר. מותר אפוא לשער כי הסטראום הגבישי ממלא את חלל הלוחית באופן משני, וכפי שקרח הקופא במיכל פלסטי מקבל את צורת המכל, מוכתבת צורת הלוחית מהאופי הפניאומטי של רקמותיה.
מודל בועות הסבון רלוונטי לתיאור היחסים ההדדיים שבין הלוחיות, ומאפשר לנו לנבא שלוחית שלד שתישבר באמצעה, ותאוחה על ידי יצירת מחיצת קולגן פנימית, הדומה למחיצות המקיפות את הלוחית, יתחילו שני חצאיה להתנהג כבועות עצמאיות. ואכן, כאשר בודקים לוחיות כאלה, התברר שהן נוהגות כפי המצופה מהמודל**:** אם החצאים שווי גודל - המחיצה שביניהם ישרה, ואם האחת קמורה או קעורה, הרי זה משום שהחצאים אינם שווי-גודל .

א

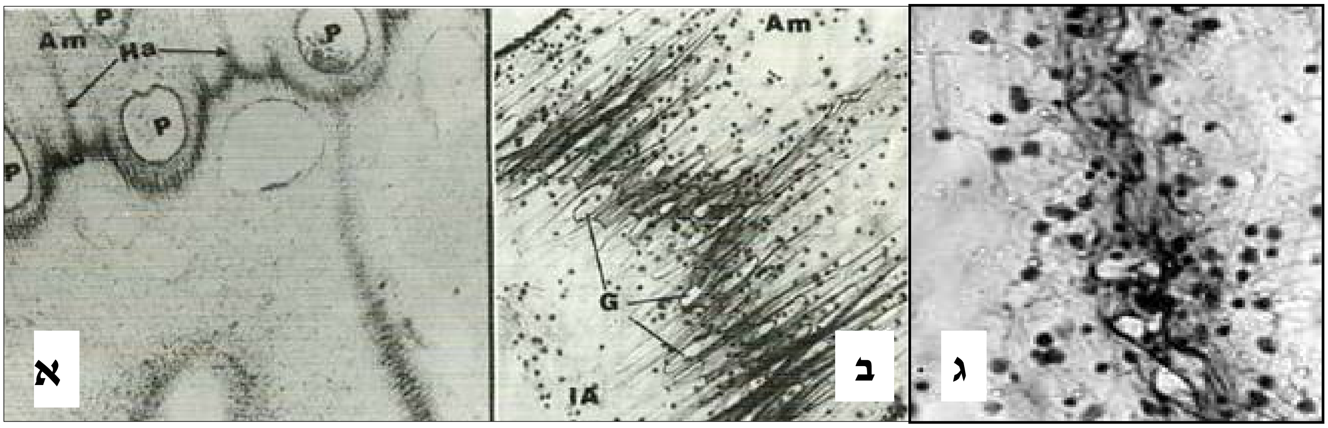


הקמירות של שפות הלוחיות מזכירה את בועות סבון – קשר בין נפח הלוחיות משני עברי התפר

ב



איור 57. (**א**) שינויים בדגם הקמירות (**Ir**) של שפת הלוחית במהלך חייה. **A** - מיד עם הופעתה אין קמירות; **B** - לוחית מעל לקו האמצע (אמביטוס) שוליה הפונים אל-על **קעורים** והפונים מטה **קמורים**; **C** - על קו האמצע השוליים הצדיים התיישרו, **ואין קמירות**; ב- **D** , באזור התת-אמביטלי מתהפך דגם הקמירות בשוליים (**עליון קמור ותחתון קעור**). בשוליים האופקיים (**Hi**) של אלה מתהפך דגם הקמירות רק בחלקים הממשיכים לגדול - בצדדים. השלבים הקודמים מופיעים כסימני גדילה על הלוחית (**איור 46-47**). (**ב**) תיאור גיאומטרי של בועות הסבון, והקשר בין קמירות הדופן האנכית (**Ir**) והגודל היחסי של בועות סמוכות (**Rc2,1** - רדיוסי קמירות שבין בועה 1 ו-2, למשל) (מקוריים).



איור 58 . (**א**) - משמאל - חתך מיקרוסקופי של תפר המראה סיבי קולגן באורך שונה לאורך שפת לוחיות על התפר שביניהן (מוגדל פי 100 בערך). (**ב**) תפר מוגדל, המראה סיבים מאורכים מאד, הערוכים במבנה מקביל ומקיפים "צלליות" מאורכות (**G**) – שהם שרידי הקורות שהומסו (מוגדל פי 400). (**ג**) תפר לא פעיל כמעט ובו הסיבים קצרים ולא מאורגנים וה"צלליות" מעוגלות. קיצורים: **IA** - לוחית בין-רדיאלית, **Am** - לוחית אמבולקרלית, **P**- נקבי רגלי המים. **Ha** - תפרים שלוכדו, המתאפיינים במיעוט סיבים (מקורי).

10. מערך סיבי הקולגן במחיצת הבין-לוחיתית

שאלה נוספת - אם אמנם השלד גדל מהלחץ שבתוכו, ואלמנטים אחרים מפעילים עליו לחץ מכאני, כיצד מתנגדות לוחיות השלד למתיחה, ומה מחזיקן אלו באלו, ומדוע אין התפר שבין שתי לוחיות נפרם, כשכוחות מופעלים עליו בכוונים מנוגדים?

התשובה פשוטה: התפר המפריד בין לוחיות סמוכות, המהווה בו בזמן דופן משותפת להן, עשוי בעיקרו מרשת צפופה של סיבי קולגן מיקרוסקופיים. הסיבים "תופרים" את הלוחיות אלו לאלו, דרך הרווח שביניהן, בדומה לתפרי הטלאים מהם עשוי כדור-רגל. הסיבים נאחזים ב**קורות הגיר** (trabeculae) הזעירות שבמארג השלד (**איור 8**), ומונעים את היפרדות הלוחיות. כאשר נפגע קיפוד-ים חי מפגיעה מכאנית, אין זה קורה לרוב לאורך התפרים הללו. גם לאחר מותו, לא יתפורר שלד קיפודי-הים כל עוד לא אוכלו סיבי הקולגן (השרייה ממושכת של השלד בתמיסת כלור מאכלתם וגורמת להיפרדות הלוחיות). בחתכים מיקרוסקופיים, בצביעה מיוחדת, נראים הסיבים כשהם כרוכים ואחוזים בקורות השלד משני צידי התפר (**איור 58 ב'**). אם נכונה ההנחה כי תפקידה המכאני של רקמת סיבי הקולגן הוא להתנגד למתיחת התפרים ולהתפרדות הלוחיות, הרי נקל לשער כי תפר החשוף לכוחות מתיחה חזקים יותר יאופיין בריבוי סיבי קולגן, ולעומתו - לוחיות הנדחפות זו לעבר זו, ולאורך התפר יש כוחות דחיסה, שם יש פחות סיבים.

מניתוח כיווני המתיחה מהדגם הוקטורי (ראה לעיל), מצאנו כי לאורך התפר האנכי, המפריד את טורי הלוחיות אלו מאלו, קיימת מתיחה אופקית חזקה בעיקר בחלק שמעל לקו-האמצע (האמביטוס), ואילו מתחתיו מתכנסות הלוחיות ונוצרת דחיסה. דחיסה גם צפויה לאורך התפרים האופקיים - בין כל לוחית ללוחית שמעליה. ואכן, לאורך התפרים בהם שיערנו שקיימת מתיחה יתרה, שם מצאנו ריכוז גבוה של סיבים ארוכים הערוכים בסידור מקביל, בניצב לכיוון התפר **(איור 58 ב')**, ואילו בתפרים בהם צפויה מתיחה מעטה, או דחיסה, היו הסיבים מעטים וכיוונם המרחבי היה לא-אחיד. יתר על כן, שיערנו כי אם הסיבים המחברים את קורות השלד אלו לאלו מתוחים מאד, הם ישפיעו על צורת הקורות עצמן. כלומר, קורה הנמתחת בכיוון מוגדר, לא תהיה עגולה בחתכה אלא תגלה נטייה להיות אליפטית, כשהציר הארוך יהיה בכיוון המתיחה. סידור כזה של הגיר מבטיח חוזק מכאני רב ועמידות בפני המתיחה. גם כאן אישרה התצפית את ההשערה. אמנם אין דרך ישירה לבדוק את מבנה החתך של הקורות, אך כשבודקים את סיבי הקולגן בחתך המיקרוסקופי במגעם עם קורות הגיר, מתגלות "צלליות" (ghosts) בהירות, שהם החללים שנוצרו בעת שהומס הגיר בהכנת המתקן המיקרוסקופי.

כשנמדדו ה"צלליות" הללו בכיוון הסיבים ובכיוון הניצב, נמצא כי לאורך שפת הלוחית האנכית היו סיבי הקולגן ארוכים פי שתיים מאלה שבשפתו האופקית. היחס בין האורך והרוחב של חתכי הקורות (ה"צלליות",**איור 58**) היה בשפות הלוחיות בכיוון האופקי גדול פי 2.4-1.5 מזה שבקורות שבתפר הפונה אל-על ולמטה. חתך אליפטי מגדיל את חוזק הקורות, ומתבטא ב"מומנט השני" שלהם (ביטוי שבא לבטא את הקשר בין ממדים וחוזק המכאני).

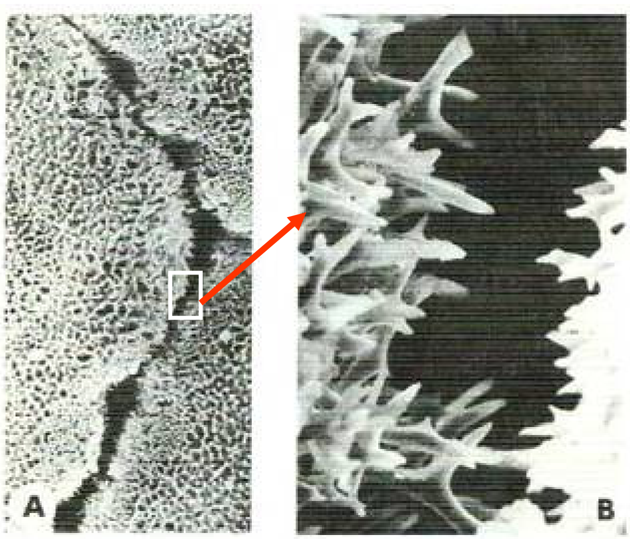
טבלה 6.

מדידות ה"צלליות", שהן קורות השלד של הלוחית האוחזות בסיבי הקולגן, בתפרים השונים, וביטום באפליפטיות שלהם, ובמומנט השני, המובא בנוסחא ($I=a3bp/64$) והמומנט השני, ביטוי לחוזק המכני של הקורה. הבדלים ברמת מובהקות גבוהה. ($p<0.05$).

suture	Fiber band width (µm)	Trabecular ghosts measurement (um) Length (a)	width (b)	area μm^2	**ovality**	**2nd moment** μm^4
Longitudinal Adradial	200	13.6± 3.5	7.6± 1.8	81.0± 28.6	1.8±0.5	**941**
Interradial	250	15.6±8.5	6.5± 1.1	79.7±45.3	2.4±1.0	**1213**
Latitudinal Central part	120	13.0± 3.0	9.5± 3.3	96.9± 32.7	1.4±0.4	**1027**
Terminal part	50	12.2± 2.8	10.1± 2.3	96.6± 31.6	1.2±0.2	**893**

תפקיד נוסף של מערך סיבי הקולגן לאורך התפר הוא, כנראה, לכוון את קורות השלד בצמיחתן. טבעי שקורות השלד הפונות כלפי חוץ יגדלו לכיוון הפער שבין שתי הלוחיות, שם אין הלחץ כובלן. אם הפער הזה מלא בסיבים צפופים שכיוונם מוגדר ידחקו הקורות ברווחים שביניהם.
כנזכר לעיל, הראו מחקרים חדשים כי הקולגן של קווצי העור מסוגל לעבור שינויים מהירים בקשיחותו, הנשלטים על ידי המערכת העצבית. העלינו סברה כי בעת גדילתו של קיפוד-הים נוטה הקולגן שבתפרים הבין-לוחיתיים להתרכך, והלחץ הפנימי יוצר פערים לאורך התפרים, וגדילת הקורות לעברם מהירה. בתנאי מצוקה, כאשר נפסקת הגדילה וקיפוד-הים נערך להגן על עצמו, יש לשער כי רקמת הסיבים מקשיחה וקושרת בכוח את הלוחיות אלו לאלו. אזי גם תקטן השקעת הגיר.

לעתים, מסיבה לא-מובנת, נוצרים פערים בתפרים שבין לוחיות סמוכות בקיפוד-הים החי. פערים אלה מהווים "עקב אכילס" בחוזקו ועמידותו של השלד, ולכן הם נסגרים מהר. בפער כזה, שגילינו אצל פרט חי של קטיפן מצאנו שסיבי הקולגן לא ניזוקו וניתן היה לראות באור חזק סיבים ארוכים שגישרו את שני צידי הפער. במעקב של כ3- שבועות נוכחנו כי חלה צמיחה מהירה מאד של קורות הגיר משני עברי הפער. לקראת סוף התהליך הומת קיפוד-הים ונבדק אזור הפער, במיקרוסקופ סורק. ואכן, התברר כי קורות הגיר בו היו ארוכות במידה לא-רגילה, ובעלות סידור מרחבי מובהק **(איור 59)**.



איור 59. סגירת פער בין-לוחיתי בצמיחה מהירה של קורות הגיר לעבר הלוחית הנגדית. **A** - מבט כללי במיקרוסקופ סורק, מוגדל פי 40 ; **B** - מוגדל פי 400 (מקורי)

11. המודל הביומכאני לגדילת קיפודי-ים.

לקראת סיום העבודה הצענו "מודל ביומכאני" שיסביר גם את הגדילה והשקעת השלד בקיפודי-ים, וגם את הווצרות העיוותים. ההנחות בבסיס המודל הן:

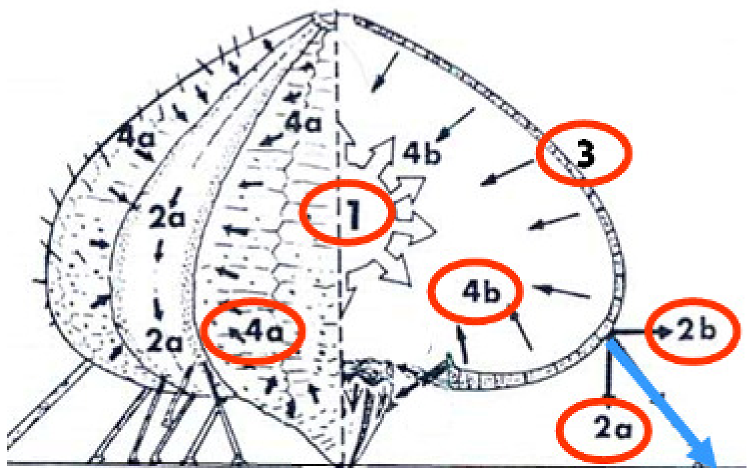
1. אין הלוחיות המרכיבות את השלד "יודעות" מראש לאיזה כיוון תגדלנה, אלא מגיבות על "מסר" הבא מחוץ להן.

2. בניגוד למה שנראה סביר, שלנוזל הממלא את חלל השלד הכדורי של קיפוד-הים (נוזל הצֶלוֹם) אין תפקיד "קונסטרוקטיבי", מניח המודל הביומכאני כי באנלוגיה למודל "טיפת המים" של ת'ומפסון, קיים גם כאן איזון בין לחץ הנוזל ומתח הפנים שלו, לנוזל הצֶלוֹם של קיפוד-הים תפקיד מכריע בשמירת יציבותו ותהליך גדילתו. המודל מניח כי במצב של אי-צמיחה קיים "איזון לחצים" בין לחץ פנימי שמקורו בתפיחת החלל הפנימי, לבין המתח של סיבי הקולגן, המחזקים את הלוחיות אלו לאלו. עמידות הדופן של השלד מתנגדת ל"קריעה".

מרכיבי או גורמי המודל הביומכאני, שפעילותם משפיעה על הגדילה ובניית הצורה (המורפוגנזה) של קיפוד-הים הרגולרי, המופיעים **באיור 60**, הם:

1 - הנוזל המוכל בחלל הצֶלוֹם, שהתפשטותו הנה חלק מתהליך הגדילה.
2b,2a - כוחות הקשורים במשיכתם של רגלי המים בכיוון האנכי (2a) ובכיוון האופקי-היקפי (2b).
3 - השפעת מתיחות חוטי הקולגן המחברים את לוחיות השלד אלו לאלה.
4b,4a - כוחות הקשורים במערכת החוטים המזנטריאליים, שפעולתם פורטה לעיל.

שלד קיפוד הים כ"בלון" מתנפח הנתון לאילוצים מכאניים של רקמות רכות



גורמים פעילים ע״פ מודל זה

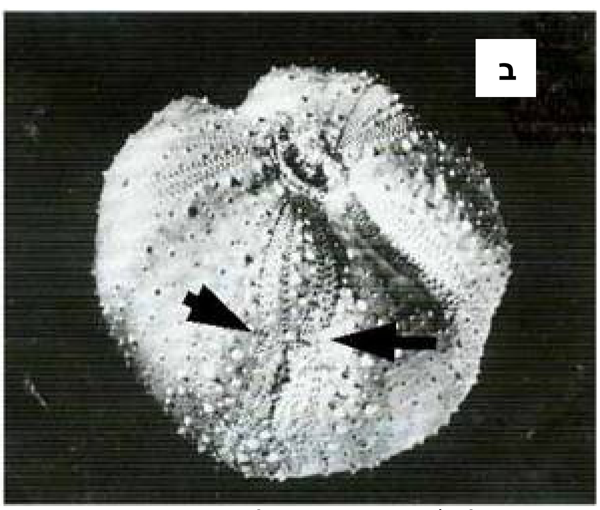
1. לחץ הנוזל הפנימי
2. כוחות מופעלים ע״י רגלי המים
3. הקישור הבין-לוחייתי - קולגן
4. מתיחת היתרים הפנימיים

איור 60. מודל ביומכאני לגדילת קיפוד-ים רגולרי, שגורמיו הם: (**1**) התפשטות הנוזל המוכל בחלל הצֶלוֹם, הגורמת לגדילה, (**2b,2a**) משיכתן של רגלי המים בכיוון האנכי (**2a**) ובכיוון האופקי-היקפי (**2b**); (**3**) - השפעת מתיחות חוטי הקולגן המחברים את לוחיות השלד אלו לאלה; (**4b,4a**) - כוחות הקשורים במערכת החוטים המזנטריאליים, המושכים את הלוחיות בכיוונים שונים (מקורי).

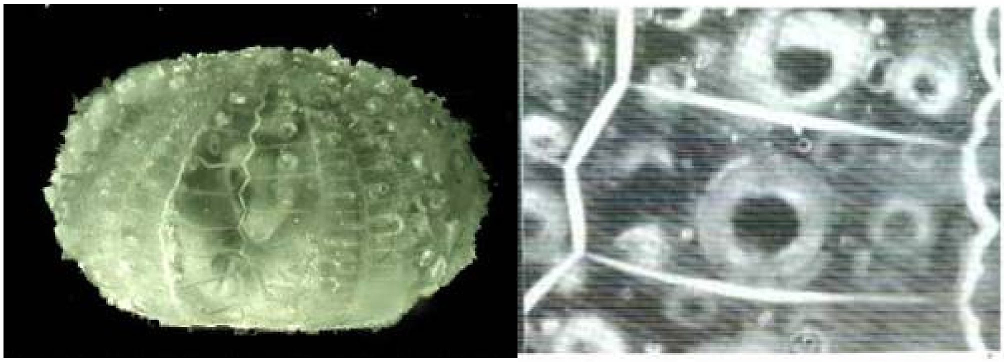
גדילה, על פי המודל הנוכחי, הינה הפרה זמנית של איזון הלחצים. אז גובר לחץ פנימי, שיתכן והוא זמני וחולף, ומתיחות נוצרת בתפרים שבין הלוחיות, לעומתם, כוחות שמקורם בחוזק המכני והתנגדות הסיבים הקולגניים למתיחה מאזנים אותם. השקעת קורות הגיר, על פי מודל זה, הנה משנית, שתפקידה לסגור את החללים והפערים שנובעים מפעולת הכוחות הללו, וליצור מבנה מוצק. בעת שקיפוד-הים אינו גדל, גוברת מתיחות הסיבים הקולגניים על הלחץ הפנימי, הפערים נסגרים ונוצרת "דחיסה", המונעת צמיחת קורות הגיר. כמה חוקרים פיתחו ניסויים שמטרתם להוכיח או להזים את קיומם של לחצים פנימיים. Baron (1991) הצליח לרשום לחצים צלומטיים, וגם פיתח מודל חלופי המבוסס על גדילה כתגובה למתיחה בתפרים, שתואמת את השערת ה-pneu (עמ' 57). Ellers & Telforrd (1992) לעומתו לא הצליחו לזהות לחצים חיוביים בחלל הצלום. הבעייה נובעת, לפי דעתי, מהמתודולוגיה הניסויית שהפעילו. קיפודי ים שנחשפים לעקה סביבתית מכל סוג, כמו מדידה פיסית למשל, גורמים לתגובות מצוקה כאחראיים לעצירת הגדילה, והתכווצות בתפרים. במקרים מסויימים התקבלו ערכי "גדילה שלילית", כלומר כאילו קיפודי הים קטן בממדיו. כמובן שהלחצים הללו שבהם מדובר אינם אחידים בעצמתם לאורך זמן, והם מושפעים מפעילות "פנס אריסטו" וקרום הפריסטום הגמיש. הלוחית הבודדת יכולה להימתח בכיוון אחד, וכתוצאה מכך לגדול מהר בכיוון זה, ובו בזמן להידחס מכיוון אחר, וקצב הגדילה בכיוון זה יהיה מזערי.

על פי המודל הזה נגרמו העיוותים בשלדי הקטיפן שנחשפו לזיהום, על ידי (1) ירידה בקצב השקעת הגיר, בהשפעת גורם סביבתי (מזהם?!) ו-(2) פגיעה ברקמות הרכות – חוזק הקולגן, או/ו פעולת שרירים שפעלו דיפרנציאלית. נוצרו לחצים ומתחים בכיוונים לא-רצויים, שגרמו ל"צביטות" (**איור 81ב**) ותופעות הצמיחה המוגזמת בציר האנכי **(איור 61א)**, כאשר הסך-הכל בעיוות א' מראה פגיעה בדגם הנורמאלי של הגדילה. גם קריסת הכיפה בעיוות ב' נגרמה כנראה מירידה בקצב ההשקעה של הלוחיות העליונות, בשעה שגדילת הרקמות הרכות - הרקמה האורגנית התוך-לוחית, והסיבים הקולגניים - לא נפגעה. כתוצאה מכך נתקבל שלד רופס, שלא הצליח לייצב את חציו העליון, אשר קרס פנימה.

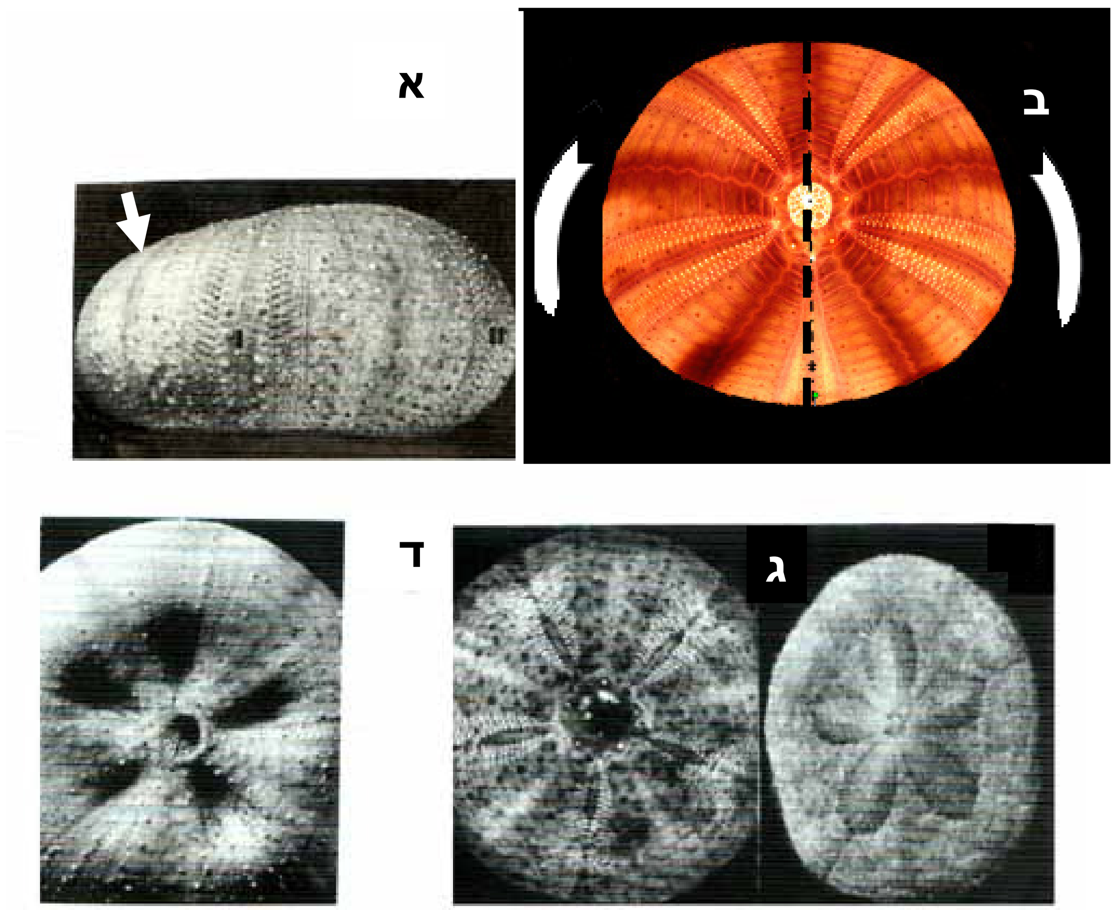
"צביטות" הן ביטוי ללחצים מהצד על הטור האמבולקרלי בעת הגדילה המעוותת



איור 61 (**א**) קטיפן שעבר עיוות א' (תפיחה אבנורמלית) בעקבות טיפול במעכבי השקעת גיר (Belgard EV); (**ב**) "צביטות" (חצים שחורים) ושקיעת השלד בקטיפן מעוות (מקורי).



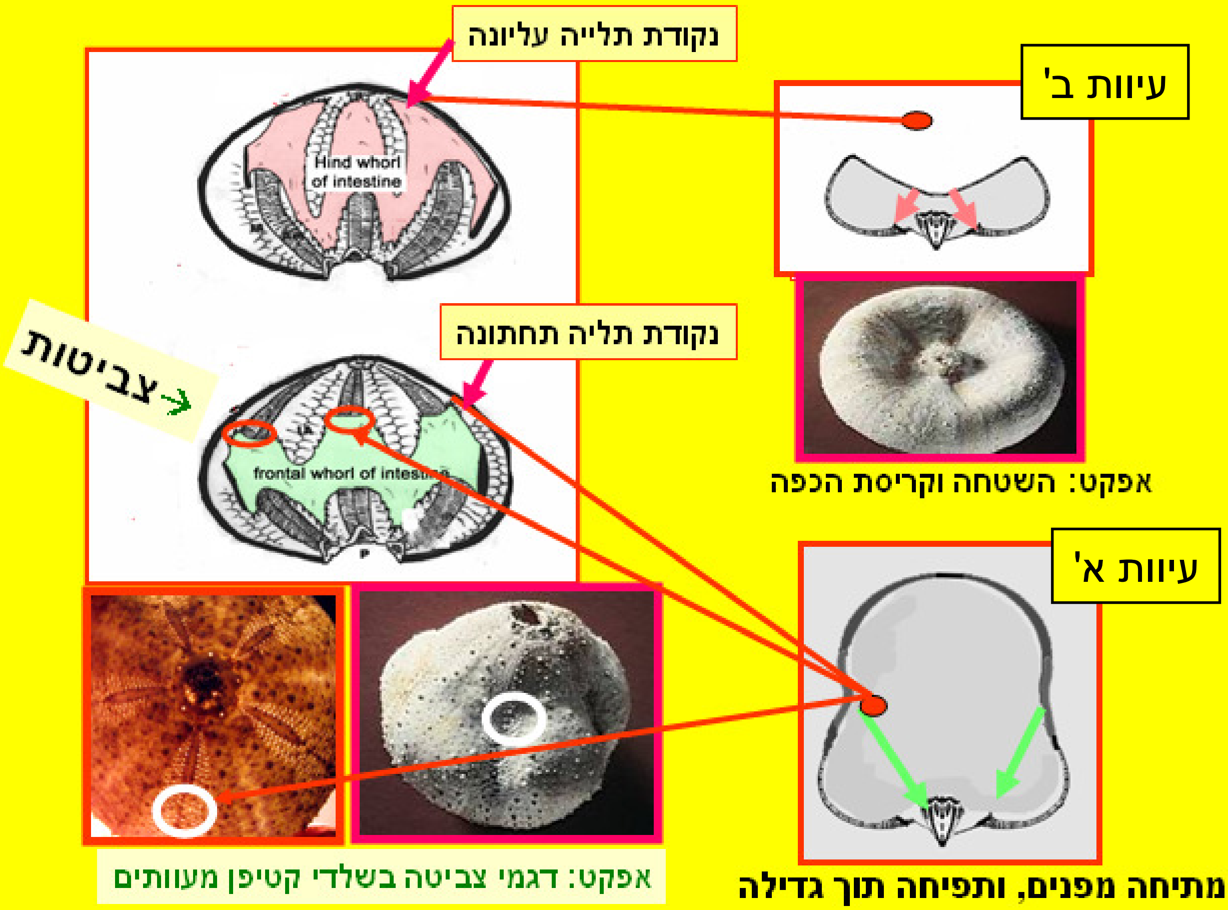
איור 62 . משמאל - קיפוד-ים רגולרי עבר המסת גיר (דקלציפיקציה).בעודו מוקף ברקמות הרכות. דרך דפנות הלוחיות נראים חלל הצֶלוֹם, המעי ואברים הפנימיים. שימו לב לכך שהשלד כיחידה כללית שומר על צורתו, נסמך על הלחץ ההידרוסטטי של הנוזל שבתוכו ומתח הרקמות העוטפות אותו. מימין - צילום מוגדל של אחת הלוחיות שעברה דקלציפיקציה, במיקרוסקופיה של "שדה חשוך" דרך עדשות מקטבות. סיבי הקולגן מאירים חזק, הודות לתכונת הקיטוב האופיינית להם. עובי הקו המואר מבטא את הרוחב הדיפרנציאלי של רקמת הקולגן הבין-לוחייתי (מקורי)



איור 63. (**א**) "סימטריה דו-צדדית" כתוצאה מפגיעה-קיטוע של טור רגלי מים בקטיפן, מבט מהצד ו - (**ב**) מבט על (שימו לב לחיצים בכיוון ההטיה של הטורים הלא-פגועים; (**ג**) "צביטות" בקטיפן מעוות (שמאל) והדמיון שבינו לבין ה"פטלואיד" של קיפוד-ים אירגולרי - **מטבעון**; (**ד**) שקעי עיוות בקטיפן **מעיוות ב'** (השווה לכיסי הדגירה בקיפוד-הים *Abatus* - **איור 28**).

השורה התחתונה

ובכן: מה ההבדל בין שני סוגי העיוותים?



<u>קיפוד-ים ששילדו קורס מכאנית יוצר את עיוות ב' ותפיחה מרוסנת על ידי קישורים את עיוות א'</u>

מה רצינו להראות ומה הראינו במחקר זה?

א. העייותים נגרמו על ידי זיהום בחמרים שהשפיעו על השקעת הגיר בשלד ועל התכונות מכאניות של הקולגן ורקמות רכות אחרות

ב. שלד קיפודי-הים הוא כדור "גיאודזי" שכוחות מכאניים מייצבים אותו או גורמים לגדילתו או לקריסתו.

ג. בתהליך האחרון מעורבים אלמנטים שריריים ומתיחים (כמו חוטי הקולגן בין-לוחיתיים, חוטים מזנטריאליים מצוידים בסיבי שריר, שרירי רגלי המים ועוד), המשחקים תפקיד הן בתיפקוד הנורמלי והן בתהליך המעוות.

הסכמה המצורפת מראה כיצד שתי נקודות התלייה של המעי ודרך אחיזת החוטים הקושרים אותו בשלד יכולים להסביר הן את הקריסה (עיוות ב') והן את תפיחה הקטיפנים המעוותים (עיוות א'). .

12. הוכחות לקשר בין המודל הביומכאני והעיוותים

מרב התצפיות, שהוצגו לעיל, תומכות במודל זה. עובדה היא כי קיימים כוחות ממשיים היוצרים מתיחויות בכיוונים מוגדרים, הנמצאים בתיאום מלא עם כיווני הגדילה. יש גם רגליים להשערה כי קיים לחץ פנימי, חלש אך קבוע, בחלל הפנימי של השלד. כשהמסנו את שלדו של קיפוד-ים מת, שרקמותיו האורגניות טרם אוכלו, בחומצה מהולה, התברר כי צורתו הכדורית לא נפגעה, וכי לחץ הנוזל המוכל בתוך חלל הגוף של קיפוד-הים המת הספיק לייצבו כנגד מתיחות הדופן האורגני, כשהוא שרוי בנוזל **(איור 62)**. כשהוצא קיפוד-הים והונח על משטח יבש, נטה גופו הכדורי לקרוס, אך לא התמוטט כליל.

ניסויים, שנערכו בחשיפת קיפודי-הים לחומרים המעכבים השקעת גיר בתנאים אי-אורגניים, גרמו אף הם לקריסת השלד, והתגלעו פערים ניכרים בין הלוחיות העליונות בעיקר. במקרה קיצוני אחד התמוטט השלד כולו, והתפרק ללוחיותיו, אף שקיפוד-הים עצמו נותר בחיים.

13. מדוע נראית האבולוציה של קיפודי-ים כעיוות טבעי?

הצורות שהופיעו בקיפודי-הים המעוותים הזכירו בכמה מאפיוניהם צורות של קבוצות קיפודי-ים אחרות. למשל, קיפודי-ים שנפגעה בהם, בשל פגיעה מכוונת במערכת העצבים, אחת ממערכות רגלי-המים, ונותרו רק ארבע מערכות פעילות, שגדלו וקיבלו צורה סימטרית שדמתה במידת-מה לזו של קיפודי-ים אירגולריים (**איור 63 א'**). גם קריסות השלד וה"צביטות" שגרמו לעתים ליצירת שקעים על השלד, הזכירו תופעות מסדר גודל אבולוציוני (**איור 63 ב'-ג'**) (השווה **איור 21**).

ההסבר לכך הוא כי השינויים ההתפתחותיים שעברו מיני קיפודי-הים, כמו המעבר מהמצב הרגולרי למצב האירגולרי, לבד מהשינויים המהותיים שהתרחשו במעבר זה ("נדידת פי-הטבעת" והשינויים בתפקוד מערכת הקוצים ורגלי-המים) לא חרגו מ"רפרטואר" מוגדר שניתן להשיגו גם בתנאים אחרים. מכאן שמותר לראות בהתפתחות האבולוציונית הזאת מערכת של "עיוותים טבעיים" שמסיבות שונות הצליחו לשרוד והותירו צאצאים.

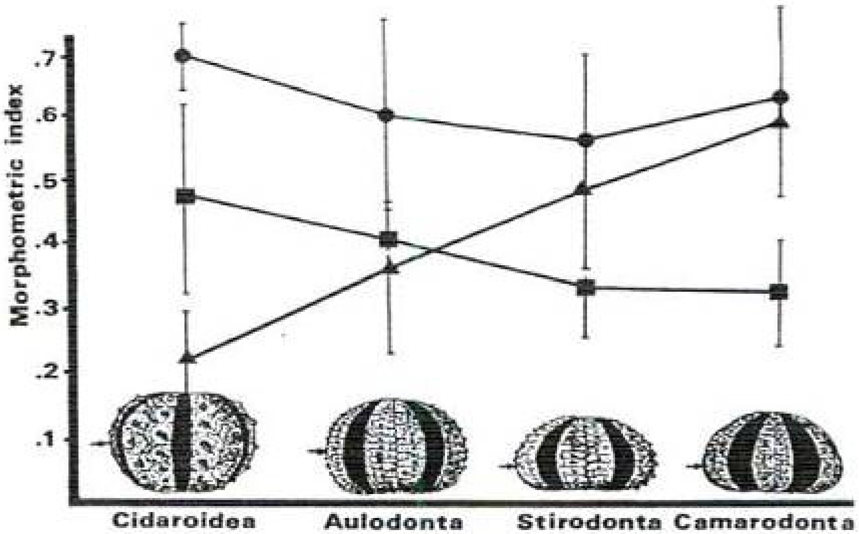
על הקשר שבין ההתפתחות של מערכת רגלי-המים בקיפודי-הים הרגולריים והתפתחות צורות השלד עמדנו בניתוח השוואתי, בו נבדקו ציורים וצילומים של 147 מיני קיפודי-ים מארבע סדרות שונות, על-פי סדר התפתחותם, מהירודים - **צידריים** (Cidaroidea), דרך הסדרות Stirodonta, Aulodonta ועד המתקדמים בכולם, ה-Camarodonta (על האחרונה נמנים הקטיפן והעפרונן). הניתוח התייחס ל- 3 מרכיבים: הגובה היחסי (H/D- ראה לעיל); מיקומו של קו האמצע (הרחב ביותר) על ציר הגובה, והרוחב ההיקפי של לוחיות המערכת האמבולקרלית כחלק מההיקף כולו. אם אמנם מייצגות סדרות אלה רצף התפתחות אבולוציוני בקיפודי-הים הרגולריים אפשר להבחין במגמות הבאות (**איור 64**):

1. קיפודי-הים הפכו באופן כללי משוטחים יותר (מ-H/D=0.7 בממוצע ל-H/D=0.6) (מגמה לא מובהקת).

2. קו האמצע (אמביטוס), שהוא המקום בו רחב השלד ביותר, נוטה "לרדת" מחצי הגובה - 0.5 אל מתחת לו, ל0.3- מהגובה הכללי בקיפודי-ים מודרניים).

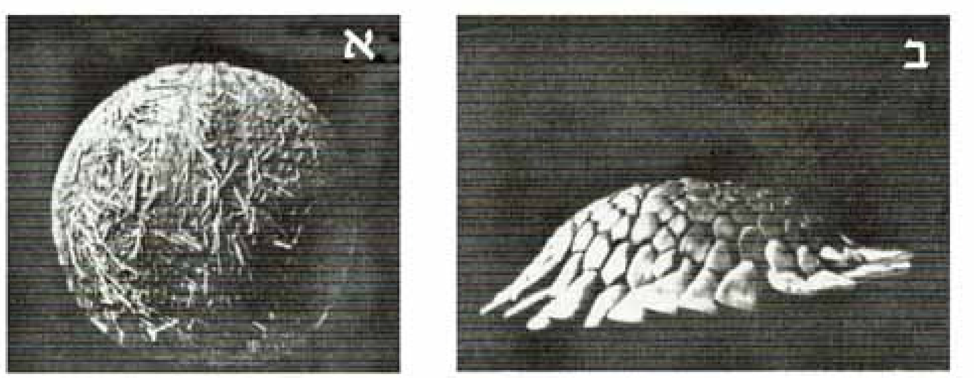
3. רוחבה היחסי של מערכת הלוחיות האמבולקרליות הולך וגדל (מ- 0.2 בפרימיטיבים ביותר ל- 0.6 במודרניים יותר).

הקשר המובהק ביותר באורח סטטיסטי נמצא בין תופעה 2 ל-3 (הסתברות של 0.01 לשגיאה במבחן Spearman). אנו מציעים כי יש כאן יותר מקשר מקרי: התפתחות מערכת רגלי-המים, שהתבטאה בגידול היחסי של הלוחיות מהם היא יוצאת (האמבולקרליות), והייתה בלי ספק מלווה בהתייעלותה (מס' גדול יותר של רגלי-מים לכל טור אנכי), יצרו אילוץ מכאני - מתיחה גוברת של השלד בכיוון הקרקע, שגרמה את השטחות השלד והנמכת מיקומו של קו-האמצע.



איור 64. מגמות התפתחותיות בסדרות שונות של קיפודי-ים רגולריים, כפי שהן באות לידי ביטוי ביחס H/D (עיגולים), רוחב יחסי של המערכת האמבולקרלית (צבועה בשחור) (משולשים) ומיקום אנכי של קו האמצע (אמביטוס, ריבועים). ממוצעים וסטיות תקן (מקורי). חשיבותה של מערכת רגלי המים המתבטאת ב% ההקפי שהיא תופסת עולה מהסדרות הפרימיטיביות (שמאל) לעבר המתקדמות (ימין)

שינויים אבולוציוניים הקשורים למודל שהצענו



איור 65. קיפודי-ים רגולריים קיצוניים: (**א**) ***כדורי*** ***(Holopneustes)***- קיפודי-ים בעל שלד כמעט-כדורי, החי בסיבכי אצות, (**ב**) **עפרונן קטום** (***Colobocentrotus***)- קיפוד-ים משוטח במידה קיצונית החי באזור המשברים.

עוד "הוכחה אבולוציונית" לכך שמערכת רגלי-המים יוצרת אילוץ מכאני בעל משמעות מורפוגנטית, היא התצפית שקיפודי-ים החיים על מצע רך, שאינו מאפשר הצמדות - כמו למשל קיפוד-הים מהסוג ה**כדורי** ***Holopneustes***, שאיננו מצוי בים-סוף **(איור 65 א')** -, נוטים להיות כדוריים מושלמים. לעומתם, קיפודי-ים החיים בתחום הכרית, או על משטח השונית לחופי האוקיינוסים, שם נדרשת מהם הצמדות מרבית, נוטים להיות משוטחים במידה מוגזמת. כזהו ה**עפרונן הקטום (*Colobocentrotus*) (איור 65 ב').**

מין אחד היוצא מהכלל, וככזה הוא מוכיח את הכלל, הוא **קדחנית השונית** (***Echinostrephus***). זהו קיפוד-ים הקודח בגיר השונית וחי בתוך המחילה, קרוב לשפתה העליונה. בדרך זו נוטה הוקטור העיקרי של רגלי-המים של המין הזה לעבר הדופן הצדדית או/ו עליונה, להבדיל מהוקטור של קיפוד-ים רגולרי "רגיל" המופנה כלפי מטה. זוהי, לדעתנו, הסיבה לצורתו ה"הפוכה" של המין הזה, שהוא משוטח בחלקו העליון, ואילו כלפי מטה, לעבר פיו, הוא מתחדד - הפוך מכל קיפוד-ים רגולרי אחר **(איור 17).**

דיון בתופעות נוספות - שאין בכוונתנו להרחיב בו מקוצר היריעה - מרמז אף הוא על קשר בל-יינתק בין צורתו החיצונית של בעל החיים ותיפקודו. אין די להצביע על תופעות אלה ולהפטיר כלאחר-יד: "כל אלה תוצאות של מוטציות, שמהן בוררת האבולוציה את הצורות המתאימות ביותר", כפי שמגיבים לרוב הביולוגים. אין ספק שה"רפרטואר" העשיר של צורות היצורים בטבע יש לו משמעות מיידית יותר, וזו מתבטאת בתגובה לגירויים המתמידים שמשפיעה הסביבה על היצור החי.

14. קטיפן אילתי - ייחודי לים סוף

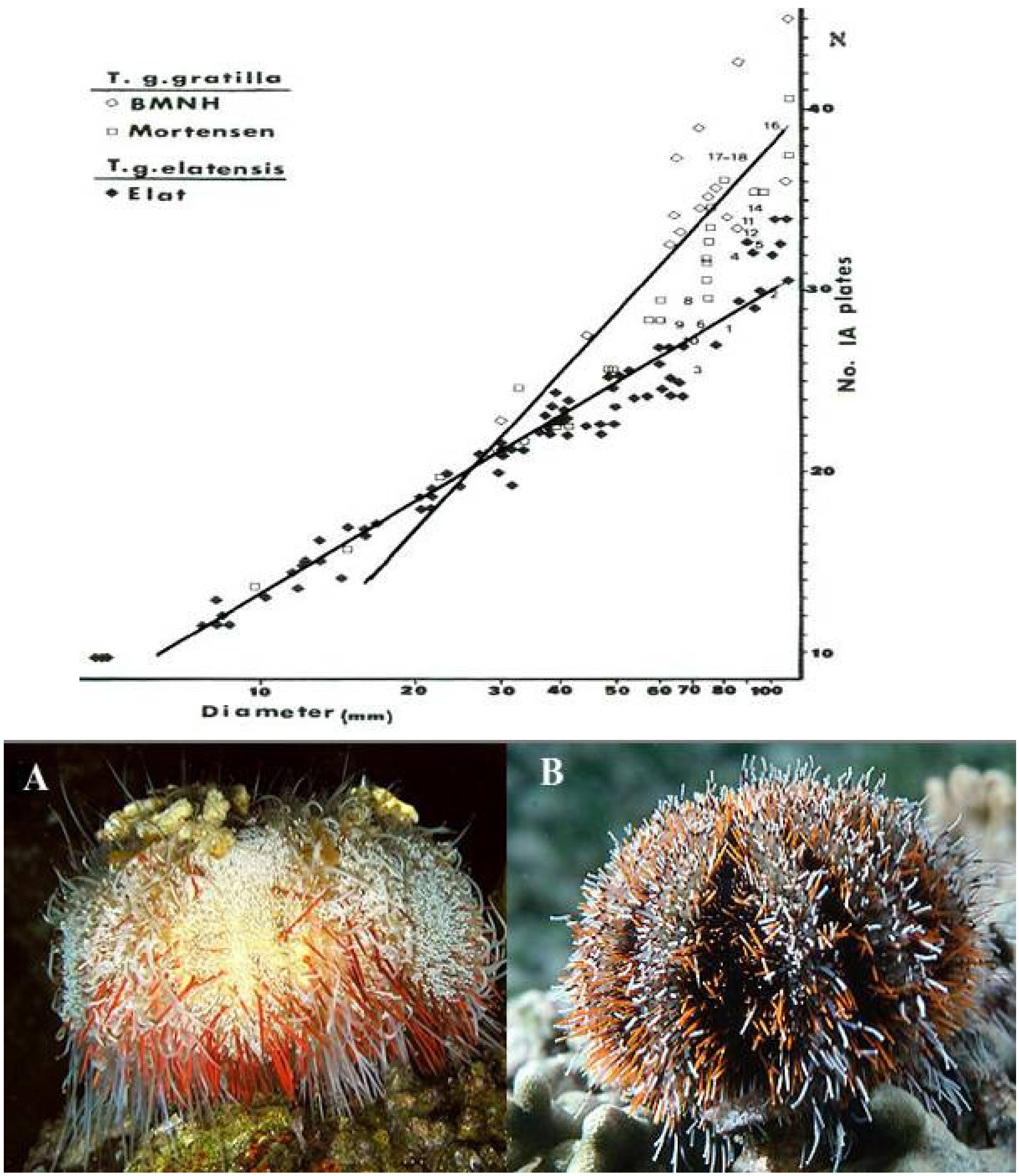
אחד מתגליות מחקר זה היה הממצא כי הקטיפן המצוי במפרץ אילת מהווה תת-מין ייחודי, חדש למדע. בשורה של מדידות והשוואות מצאנו כי המדדים הכמותיים המבטאים את צורתו אינם תואמים את הגדרת המין קטיפן מצוי שנערכה על ידי החוקר הנורווגי **מורטנסן** (Mortensen, 1944). חרף קביעתו של האחרון, שהמין **קטיפן מצוי** (*Tripneustes gratilla*) הוא בעל תפוצה הודו-פציפית (דהיינו, תפוצתו משתרעת על פני כל האוקיינוס ההודי והמשכו באוקיינוס השקט), הסתבר כי ההבדלים בין תכונות המין הטיפוסי, האוקיאני, לבין אלה שנמצאו אצל הים-סופי, רבים, וכי מוצדק לראות בו תת-מין ייחודי - **קטיפן מצוי אילתי** (*Tripneustes gratilla elatensis*). והרי ההבדלים העיקריים:

א. הבדלים בתחום המורפולוגי

דרך מקובלת לבדוק הבדלים בין-מיניים או בין אוכלוסיות שונות היא באמצעות מדדים "מורפומטריים". אחת מצורות הביטוי להבדלים אלה היא הצבת המדידות הכמותיות בנוסחת האלומטריה. השיטה יחסית פשוטה: מודדים תכונה כלשהי - למשל גובה בגילאים שונים - בשני המינים ומציבים את הנתונים בעקומה האלומטרית: אם הנקודות המציינות את נתוני הפרטים של מין אחד מתקבצות בריחוק מאלה של המין השני, או יוצרות עקומה שונה, יש מקום לטענה של שונות. מצאו כי גם בדרך לא-גרפית אפשר לתאר את הקשר בין שני משתנים - כמו גובה, רוחב, עובי, מספר קשקשים, קוצים וכו' (Y-משתנה תלוי) עם הגיל או הגודל (X, משתנה בלתי תלוי), והצבתם בנוסחה האלומטרית, הקובעת את השיפוע שבין Y ל-logX (השימוש בלוגריתם "מיישר" את העקומה): Y=log X

אם השיפועים הממוצעים של ערכי Y שונה בשני המינים אנו קובעים שהם שונים זה מזה בתכונה הנדונה. במקרה הנדון נבדקו הנתונים הכמותיים (מספר לוחיות, קוטר, גובה, אורך גפיים וכו') של מספר רב של נציגי הקטיפן האילתי (מאילת וצפון ים-סוף) ומפרטים מהקטיפן המצוי, שנאספו באוקיינוס ההודי והשקט (והושאלו ממוזיאונים לטבע). התוצאות (המובאות במאמר מפורט - Dafni, 1983a):

1. **מספר הלוחיות לכל טור לוחיות נמוך** בתת-המין האילתי מזה של האוקיאני **(איור 66 א').**
2. **קוצי תת-המין האוקיאני רבים** (לפחות אחד לכל לוחית בין-אמבולקרלית) מאלה של תת-המין הים-סופי, שלו לא-מעט לוחיות "קרחות" מקוצים **(איור 66 ב').**



איור 66. למעלה: השוואה בין מדדים אלומטריים של תת-המינים **קטיפן אילתי** (*Tripneustes gratilla elatensis*) **וקטיפן מובהק** (*Tripneustes gratilla gratilla*) מאוסף המוזיאון הבריטי, ומהספרות (Mortensen, 1944): **(א)** היחס בין קוטר ומספר הלוחיות הבין-רדיאליות בתת-המין הים-סופי (ריבועים סגורים) ובתת-המין האוקיאני (פתוחים). **למטה:** קטיפנים חיים משני תת-המינים: (**A**) תת-המין הים-סופי ו- (**B**) תת-המין האוקיאני. מראים כי בראשון הקוצים מרובים ומהווים גורם דומיננטי ואילו בשני מרובים דווקא הקוצבתים, שמהווים אמצעי התגוננות יותר משמעותי (מקור: Dafni, 1983a, 2010)

3. **קוטר פתח הפריסטום בתת-המין הים-סופי גדול** באופן משמעותי, מה שמצביע על כך שגם "פנס אריסטו", איבר הכרסום שלו גדול יותר.
4. **בולטת צבעוניותו של תת-המין הים-סופי**, המופיע בגווני לבן, ורוד, אפור ועד שחור, לעומת תת-המין האוקיאני, המופיע לרוב בדגם טיפוסי אחד, עם וריאציה מעטה - בהיר עם חמשת הרדיוסים האמבולקרליים כהים מאד.

ב. הבדלים בעונת הרבייה ובתזמונה. תת-המין הים-סופי מקדים להתרבות - בעיקר בחורף (סעיף הבא).

ג. תת-המין הים-סופי מוגבל בתפוצתו. חי בעיקר בשוניות, בעוד האוקיאני מעדיף משטחי עשבי-הים שבין השוניות.

ד. יש אפיונים ייחודיים באקולוגיה של תת-המין הים-סופי, שאין בידנו די נתונים להשוותם עם אלה של האוקיאני (ראה להלן).

מותר להניח כי תת-המין הנפרד (שייתכן שבעתיד ימצא ראוי לתאור כמין אנדמי, ייחודי לים סוף) התפתח בים-סוף כתוצאה מבידודו היחסי מהאוקיינוס ומהתנאים הסביבתיים השונים בים זה (טמפרטורות מים נמוכות, מליחות גבוהה וכו'). בזה הוא מצטרף למאות מיני רכיכות, סרטנים ודגים אנדמיים

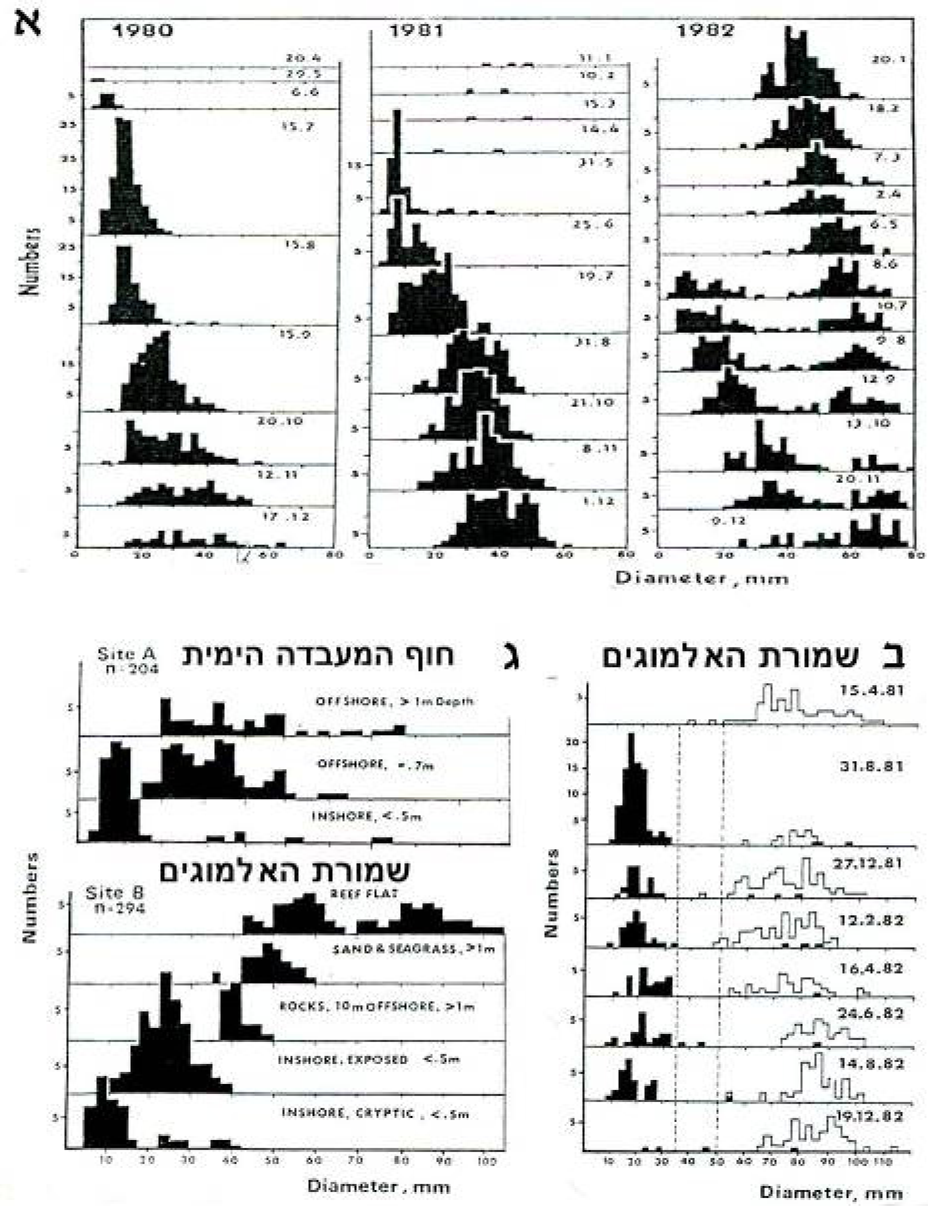
15. מחקרים בגדילה ואקולוגיה של הקטיפן.

מחקר דמוגרפי-אקולוגי, שליווה את המחקר העיקרי (עיין ב-Dafni & Tobol, 1987, Dafni, 1992), חשף תגלית מפתיעה - **מהלך החיים של קיפודי-הים הללו משתנה באורח דרמטי בהשפעת גורמי סביבה.** נמצא כי:

1. **הגדילה והרבייה מהירים.** בחוף המעבדה הימית באילת (Site A) הקטיפן מסוגל להתרבות כבר בחורף הראשון לחייו, בגיל של 4-6 חודשים, אולם הפרטים הצעירים מופיעים באזור הכרית רק בסוף החורף (מאי-יוני), **(איור 67 א'-ב')** ומתגלים מתחת לאבנים שטוחות. גדילתם מהירה, ובתום חודשיים הם מגיעים לקוטר 20-25 מ"מ. אפשר להניח כי הפגיות - האכינופלוטאוס - מוכנות להתיישב כבר באמצע החורף, אך הים הסוער בחורף מונע את הדבר בעדן.
2. **נדידה מהחוף למים עמוקים יותר.** עם התבגרם יוצאים קיפודי-הים הצעירים ממחבואם הרדוד ונעים לעבר השונית והמים העמוקים (**איור 67 ג'**). המעבר הזה כרוך בסכנה, ובחופים בהם רבים הדגים הטורפים (יולית, תפאר וכו') כמו בשמורת האלמוגים (Site B **באיור 67 ג'**), נטרפים רבים מהם בעת המעבר. אלה שאינם מצליחים לעזוב את מקלטם בקרבת החוף, ונשארים במקום בו התיישבו, צפויים להישאר "ננסים" משום שאינם ניזונים במידה מספקת. אלה שהצליחו במעבר, והגיעו אל השונית, נותרים מוגנים וחיים זמן רב (רב-שנתיים) . בולטת היעדרות גודל הביניים (**איור 67 ב'**).
3. בהשפעת סערות החורף, בחופים בהם קיימת סכנת הסערות, מהירה גדילת הקטיפנים, ורוב הפרטים מתרבים עוד באותה עונה. עם בוא סערות החורף נכחדים לעתים כל הפרטים (כך מתקבל דגם חד-שנתי) **(איור 67 א')**.

למעשה אפשר לראות בכך הדגמה לעקרון, שבבית גידול בו שוררים תנאי דחק סביבתיים, הגורמים שיקבעו את שרידות המין הנם פיזיקליים-אביוטיים (גלים, טמפרטורה, ייבוש), והיצור חייב להתאים עצמו אליהם על ידי פיתוח מנגנוני הסתגלות, ואילו כשתנאי הסביבה מיטביים, הגורמים המווסתים את האוכלוסיות יהיו בעיקר ביוטיים (תחרות ודחיקה על ידי פרטים בני אותו מין, תחרות בין-מינית, טריפה וכו').

דמוגפיה של קטיפן קצר קוצים בחוף אילת



איור 67. התפלגות הגדלים (קוטר במ"מ) במדגמים תקופתיים של אוכלוסיות קטיפן אילתי משתי תחנות: (**א**) בחוף המעבדה הימית, שם התחסלה האוכלוסייה בסערות החורף ב-1979 וב-1980 והחלה להבנות מחדש באביב, ואילו ב-1981 ו-1982 לא נשמדה; (**ב**) בשמורת האלמוגים, בה נמצאו שתי תת-אוכלוסיות - קטנים, בגודל הנופל מ-30 מ"מ בקרבת החוף (בשחור), ובשונית (בלבן), שם היו בעיקר פרטים גדולים מ-50 מ"מ; (**ג**) מדגמים שנלקחו באותו שבוע בבתי גידול שונים באותו חוף, ממחישים את תהליך הנדידה מכיוון החוף למים עמוקים בחוף המעבדה (**Site A**) ובשמורת האלמוגים (**Site B**).

16. אפילוג ולקחים

אין המחקר נותן תשובה לכל השאלות שנשאלו. כל פתרון לבעיה אחת חושף שאלות נוספות הראויות להיבדק, והשאלה ששואל עצמו החוקר לאורך כל הדרך, והיא: מה הצידוק להשקיע זמן ומשאבים במחקר שתועלתו איננה מובנת מאליה. אך כמחקרים רבים, גם מחקר זה העלה כמה נקודות שבדיקתן יכולה להביא תועלת:

1. הזיהום על צורותיו השונות "מעלה מאוב" את ההיסטוריה ההתפתחותית של יצורים רבים והשפעותיו עלולות להחזירנו שנים רבות לאחור במהלך ההתפתחות של קבוצות חי שונות.
2. למדנו את אורח חייו של יצור מעניין, שחלקים מסוימים מגופו לא רק ניתנים לאכילה, אלא מהווים מוצר מזון מועדף בארצות הים. לא מן הנמנע שגידולו יהפוך לענף בתחום החקלאות הימית גם בארצנו.
3. הדמיון בין שלד קיפודי-הים והשלד האנושי קטן ביותר, אך אין ספק שעקרונות מסוימים יכולים להיות משותפים לאלה ולאלה. הבנת תהליכי החיים של קיפודי-הים יכולה להעניק לאדם תובנה רבה יותר גם בתהליכי החיים שלו עצמו.

כל הממצאים המופיעים בחוברת זו פורסמו במאמרים בין השנים 1980-1992 (ראו ברשימת המקורות).

ועוד משהו קטן:

מאז שנעשה מחקר זה חלה התקדמות בכמה תחומי מחקר הנוגעים לבעלי חיים אלה.

א. בשנות התשעים פורסמו מספר מחקרים העוסקים באפיון הגנטי של בעלי חיים וצמחים רבים (**נספח 1**). התגלית שקיים גנום (DNA) מיטוכונדריאלי, שאינו עובר שחלוף ומועבר בתורשה אימהית מהורה (נקבה) לצאצאיה, מה שמאפשר לאפיין ביתר דיוק את ההבדלים בין פרטים באוכלוסיות ומינים ממוצא משותף לפרטים ממינים שונים. במחקר כזה שפורסם לאחרונה, נבדקו כל מיני הקטיפן ברחבי הים הטרופי (Lessios et al., 2003) ונמצא כי ההבדלים הגנטיים ביניהם קטנים מכדי הצדקת סיווגם כמינים נפרדים. מסיבה לא מובנת לא נבדק התת-מין הים-סופי. בעקבות מגע עם החוקר הראשי של מחקרים אלה, הועבר חומר גנטי מקטיפן אילתי, ונבדק על ידו. ממצאים ראשוניים מעידים על כי קטיפנים אלה מהווים שבט (clade) הנבדל מאלה של האוקיינוס, וכי ניתן לתמוך בהשערה שלפנינו לפחות תת-מין נפרד. התייבשות יחסית ובידוד ים-סוף מהאוקיינוס ההודי, שהתרחש לפני כמה עשרות או מאות אלפי שנים, אחראי להתפתחות תת-המין הים-סופי. טרם נאמרה המילה האחרונה בנושא הזה (**נספח 3**).

ב. העיוות בשלדי הקטיפן, שהניע אותי מלכתחילה למחקר זה, לא נעלם כליל מחופי אילת. ב-2005 החלו להופיע קטיפנים מעוותים מסוג העיוות ב' (שקועים) בחוף שליד מלון "מרידיאן", וב-2007 גם בחוף הדקל. לא לגמרי ברור מהו המקור הזיהום או שמא נתקבע העיוות הזה כמחלה או כתוצאה מפעילות גורם פתוגני. בכל מקרה, ההשערה היא כי כימיקלים או פתוגן גורמים להפרעה בהשקעת השלד, והם שגורמים לשלדים לקרוס וליצור צורות מעוותות (Dafni, 1986, 2010) (ראו גם **נספח 2**).

ג. המודל הביומכאני, שנתקבל בחשדנות על ידי חוקרים לא מעטים בתחום הזה, היה לנושא מחקריהם של כמה חוקרים צעירים שפירסמו את מחקריהם המאוששים את המודל, בשנות התשעים ובתחילת שנות האלפיים (Ellers, 1993; Ellers et al., 1998 ; Baron, 1990; Johnson et al. 2002). למרות שבמכתב אישי הודה Olaf Ellers שלמעשה הרצאתי בכנס ב-1984 היא שדחפה אותו בכיוון המחקר שלו, שהמשיך בו עם עמיתתו Amy Johnson, כיום פרופסור באוניברסיטת בואדואן, במדינת מיין, ארה"ב, היה במאמריהם האיזכור לעבודתי צנוע, אפילו צנוע מדי. אין עיני צרה בהישגם המדעי ("אין אדם מתקנא בבנו ובתלמידו..."), אך את המילה "פירגון" עדיין לא תרגמו לאנגלית. לטובת הקוראים אני מביא מובאה מפרסום רשמי של אוניברסיטת בואדואן (ההדגשות שלי)

Bowdoin Researchers Seek Methods to Spur Sea Urchin Growth

Posted July 26, 2004

When Bowdoin Biology Department Chair Amy Johnson and Biology Research Associate Olaf Ellers published their discovery of the mechanism by which sea urchins grow in 2002, marine biologists took note. **No one had yet understood how echinoderms could increase the size of their shells, or skeletal plates, without shedding them. They discovered that as urchins grow, the collagenous tissue inside, outside, and between their skeletal plates softens. The shell inflates like a balloon. The collagen stretches and expands gaps between the plates from the inside, while containing them from the outside. Eventually, the tissue between the plates is reabsorbed and is replaced by hard shell. This mechanism is similar to the growth of a vertebrate skull.***

While this discovery stands on its own as a bit of interesting basic biology, the bust of Maine's sea urchin industry now makes this information invaluable to researchers, regulators and harvesters struggling to find ways to replenish Maine's once-bountiful sea urchin population along the southern coast - while protecting remaining stocks in the north…

http://www.bowdoin.edu/news/archives/biology/000222.shtml

----

*תרגום לטקסט המודגש: **אף אחד לא הבין עדיין כיצד קווצי עור יכולים להגדיל את השלד (קונכייה) שלהם, או את לוחיות השלד שלהם ללא התנשלות. הם (החוקרים שלנו) גילו שככל שהקיפודים גדלים הרקמה הקולגנית מבפנים, מבחוץ ובין לוחיות השלד שלהם מתרככת. השלד מתנפח כמו בלון. הקולגן נמתח ומתרחב ומרחיבה את הפערים בין הלוחיות מבפנים, תוך שהוא מכיל אותם מבחוץ. בסופו של דבר, הרקמה שבין הלוחות נספגת ומוחלפת על ידי מעטפת קשה. מנגנון זה דומה לצמיחה של גולגולת החולייתנים.**

לעניות דעתי, ההסבר שלי יותר פשוט, מה גם שהקדים בעשרים שנים את מחקרם. עד כאן...

תודות

למרות שכל הספר הזה הוא סיכום אישי, ושחלפו כמה וכמה עשרות שנים מאז נעשה המחקר וגם פורסם, לעונג לי להזכיר את מי שעמדו לצדי בעזרה, בהדרכה ובייעוץ במהלך המחקר ולאורך השנים שלאחר מכן.

לד"ר יחיעם שלזינגר, שהביא לידיעתי את התופעה; לפרופ' יונתן ארז, חבר ומורה, שהדריך אותי ויחד ביליינו שעות בסיעור מוחין, לפרופ' ג'ון לורנס (Lawrence) ותום אברט (Ebert), שהגיהו והעירו, לגב' אילנה פרבר, שעודדה וסייעה רבות, למכון המחקר הגיאולוגי בטיובינגן, גרמניה, בו נעשו כמה מהמחקרים, ולסגל עובדי המכון על שם ה. שטייניץ באילת.

הספר הזה מוקדש לזכרם של שני חוקרים בני ראשית המאה ה-20, שבספריהם התוו לי את דרך חיי והשקפתי המדעית: **רחל קרסון**, שסיפרה "*הים הסובב אותנו*" השפיע עלי ועל דור שלם, לפנות אל הים, ול**ד'ארסי תומפסון**, שהודות לספרו "*על גדילה וצורה*" היה לאבי הביומכניקה המודרנית.

נספח 1:

קיפודי ים והגנום האנושי*

רובנו מכירים את קיפוד הים - יצור הדומה בצורתו לכרית סיכות וחי על קרקעית הים ולעתים גם בקרבת החופים -בעיקר בגלל הקוצים הארוכים והחדים שלו. לא רבים יודעים כי היצור הקטן והדוקר דומה בתכונותיו לבני אדם ולבעלי-החוליות, עובדה הידועה לחוקרים מזה שנים. כעת, קבוצת חוקרים בינלאומית שהצליחה למפות את החומר התורשתי של הקיפודים, הופתעה לגלות שהקיפודים דומים לנו הרבה יותר מכפי שהוערך עד כה.
גילו כי בני האדם והקיפודים חולקים למעלה מ-7,000 מתוך 23,300 הגנים (30%) שהם משותפים וזהים. מדובר בגנים חשובים ביותר האחראיים על חלק מהמנגנונים החשובים בגוף.

* מתוך מאמר ב- YNET (בעקבות השלמת חקר הגנום של קיפודי-הים בארה"ב)

Surprise! Your Cousin's a Sea Urchin

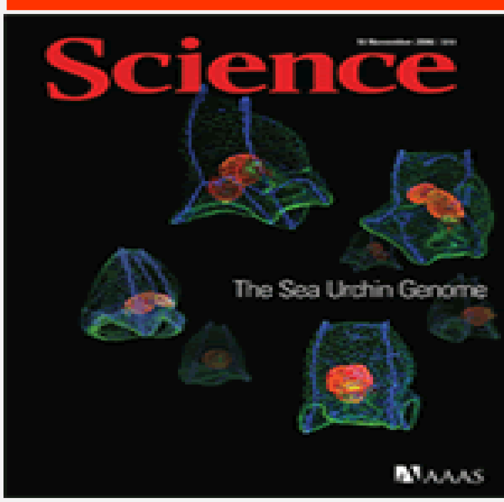
By Jeanna Bryner, LiveScience Staff Writer
posted: 09 November 2006 02:02 pm ET

Share this story

The group estimates the sea urchin has 23,300 genes. For comparison, the fruit fly has about 13,600 and humans 20,000 to 25,000.

"It turns out that the sea urchin is very much like us"
Dr George Weinstock, HGSC

- זהות של 30% התגלה בין הגנים של קיפודי הים לאלו של האדם* - ובפרט במערכת החושית ובמערכת החיסון.
- החוקרים מקווים שניתן יהיה להיעזר בקיפודים כדי לחקור מחלות וליקויים אנושיים

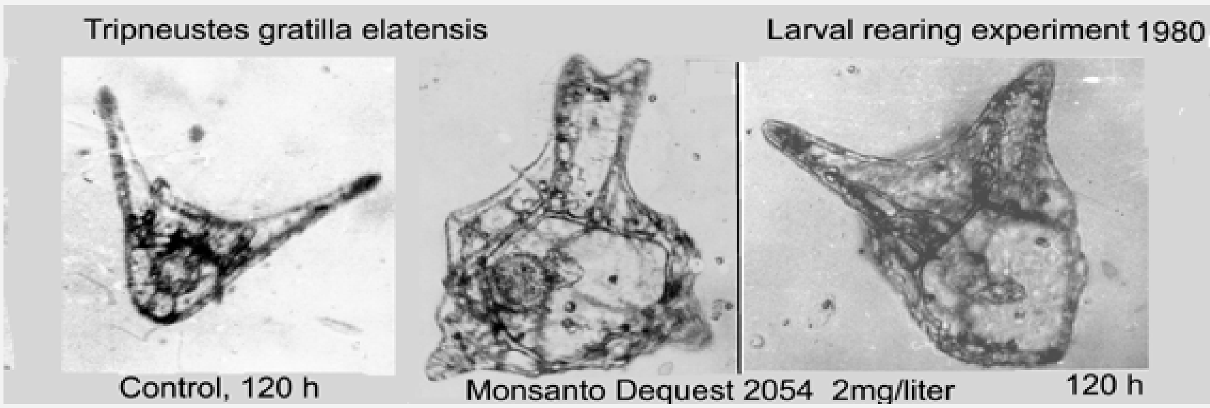


The purple sea urchin is a closer genetic cousin to humans than suspected. Credit: Charles Hollahan/Santa Barbara Marine

בשורה התחתונה:
ב-DNA של קיפודי-ים יש כמעט אותו מספר של גנים כמו באדם ש-30% זהים לשניהם ול-70% יש מקבילה באדם, לעומת 40% בדרוזופילה (זבוב הפירות).

נספח 2:

ניסוי בהשפעת מזהמים על פגיות הקטיפן האילתי



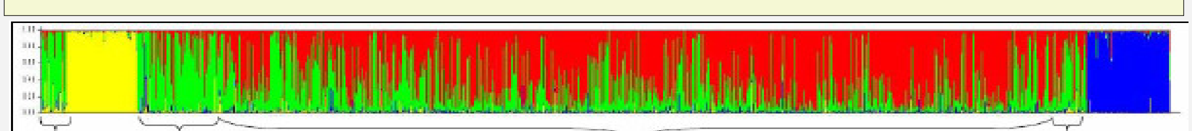
- בניסוי במזהמים שחקרתי במחקר זה, בדקתי גם את השפעת המזהמים על גדילת פגיות (=עוברי קיפוד- הים) קטיפן. התעוותות פגיות קיפודי ים בהשפעת זיהום ידועה ומוכרת בעולם ומנוצלת לבדיקות איכות מי-ים.
- התהליך מוכר לרבים: לקיפוד-ים בוגר מזריקים תמיסת אשלגן כלורי בריכוז 0.5 מולר, ונפלטים ביצים ותאי זרע שמהם מתפתחים העוברים. עוברים אלה הנחשפים לריכוזים שונים של חומרים כימיים, מגלים את הפוטנציאל המזהם שלהם.
- במקרה הנדון הוכנס המזהם Monsanto Deqest 2054 בריכוז של 2 מ״ל לליטר למים שבהם היו העוברים שרויים. נמצא כי לאחר 120 שעות התעוותו 5% מהפגיות, שצילום כמה מהם מופיע לעיל.

נספח 3:

מעמדו הטקסונומי של הקטיפן האילתי

מאז חקרתי את יחודו של הקטיפן הים-סופי (Dafni, 1983a) שתואר על ידי כקטיפן האילתי (**עמ' 81**), חיכיתי למחקר רציני של כל מיני הקטיפן שיאשש את ממצאַי. עשרות מינים ותת-מינים של הקטיפן (*Tripneustes*) שתפוצתו מקיפה את כל העולם בתחום הטרופי, תוארו במשך השנים, רובם באוקיינוס השקט וההודי. יישום טכניקות ה-DNA להבחין בקירבה או הבדל שבין בעלי חיים שונים, קרץ לחוקרים רבים שקיוו לעשות סדר ב"בלגן" הזה. ואכן, מחקרם של **Lessios** ועמיתיו (2003) היה אמור לתת את התשובה. כשקראתי את מאמרם, שבו קבעו נחרצות שכל מיני ותת-המינים של קטיפן במרחב האדיר הזה, כולם, פרט לתת-מין אחד מהחוף המערבי של אמריקה הדרומית והמרכזית, שייכים למין **קטיפן מובהק** (*Tripneustes gratilla*), כעסתי. מסתבר שבמחקר זה שהושקעו בו אמצעים וזמן מחקר רב, לא נלקחו כלל דגימות מים-סוף. הסתבר, מהתכתבות עמם, שלא היו מודעים למחקריי. כדי לברר את טענותי, נתבקשתי להעביר חומר ביולוגי (רקמות של קטיפן אילתי משומרות בכוהל נקי) לחוקרים אלה. גם כך לא נמצא הבדל משמעותי ב-DNA של כל התת-מינים. בהמשך להתכתבות זאת פנה אלי חוקר מהוואי, **דייב קארלון** (Carlon) שפיתח טכניקה מיוחדת שלה רזולוציה גבוהה יותר – טכניקת הסמנים microsattelites. החומר ששלחתי לו עובד על ידו ובמאמר המקוצר שבעמוד הבא הוא מסכם את ממצאיו **הלא-סופיים** . תרגום לעברית של הטקסט המקורי שמעבר לדף:

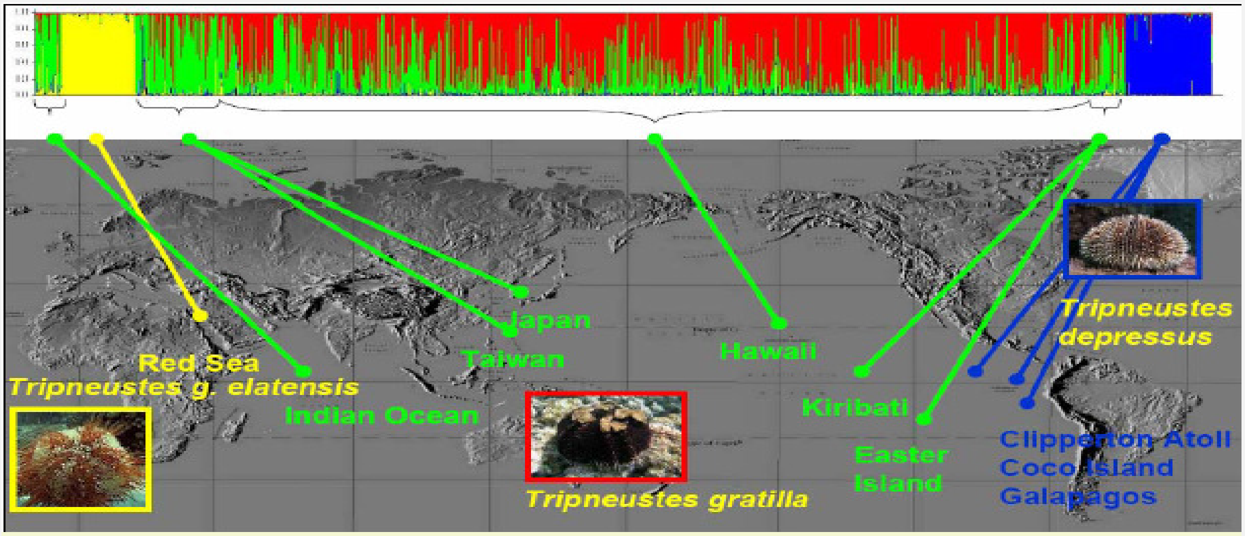
התפרוסת המרחבית של השונות הגנטית והפנוטיפית בתוך המין משחקת תפקיד מפתח כפוטנציאל לשינוי אבולוציוני. שאלה הנשאלת היא האם יש בתחום התפוצה של מין מסוים אוכלוסיות עצמאיות ומהו טווח הגיאוגרפי שלהם, **כפוטנציאל להיווצרות מינים חדשים**. הבנת הדפוס המרחבי של המאפיינים הגנטיים והוריאציה הפנוטיפית חיונית לפיתוח כלי ניהול כגון שמורות טבע וכו', לשמירת כלכלות הדיג והמגוון הביולוגי בשוניות האלמוגים. המחקר במעבדות שלי בתחום זה נתמך על ידי קולג' סיגרנט בהוואי והמיזם של שוניות האלמוגים בהוואי. את סיכום התקדמות המחקר הזה, ניתן לראות במצגת HCRI שהוצגה ב-YouTube. אנו בודקים את את דפוסי המבנה הגנטי של אורגניזמים בשונית הנתונים לדיג אינטנסיבי באוקיינוסים השקט וההודי. אחד המינים הוא "קיפוד הים האספן" ***Tripneustes gratilla***. קיפודי ים בוגרים ממין זה ניתן למצוא במגוון רחב של בתי גידול על הקרקעית הרדודה, כולל שוניות אלמוגים, מצע סלעי, כרי עשב ים ואילו לפגיות הפלנקטוניות נדרשים 1-2 חודשים בטרם יתיישבו על הקרקע. במחקר קודם על ידי Harilaos Lessios ועמיתיו מצאו כי ההלוטיפים של דנ"א מיטוכונדרי של המין הנפוצים מחוף המזרחי של פנמה ועד לאוקיינוס ההודי אינם נבדלים זה מזה, וזה כולל את תת-המין ***Tripneustes gratilla depressus*** ממזרח האוקיינוס השקט (החוף המערבי של אמריקה הדרומית), שנחשב במשך זמן רב למין עצמאי. יש תת-מין אחד הרלוונטי לשאלות שלנו, והוא הפנוטיפ הייחודי שנקרא ***Tripneustes gratilla elatensis*** אשר תואר על ידי **יעקב דפני** מים סוף. שיתפתי פעולה עם האריס ויעקב בישום סמנים הקרויים microsatellites – טכניקה שפותחה במעבדה שלי (Carlon & Lippe 2007), למדגמים גדולים הכוללים תת-מין זה, מול דגימה אינטנסיבית יותר במרכז האוקיינוס השקט. אנו מוצאים חלוקה ברורה ומוצקת הקשורה לתת-מין זה. התמונה המצורפת מביאה המחשה ויזואלית לקשר ולאי-שינוי המקשר בין שני תת-המינים הללו והאוכלוסיה עם תפוצה טרופית רצופה של המין ***T. Gratilla***. התוצאה מרגשת במיוחד לאור המודל הפריפאטי של ספציאציה שהוצע על ידי ארנס מאייר (Mayr) לפיו דיפרנציאציה - התפצלות של מינים חדשים נעשית בדרך כלל בשוליים של תחום התפוצה הקדום של המין, בדרך של בידוד, ברירה טבעית או שניהם.



T.g.elatensis - בצהוב | *T.g.gratilla* - באדום-ירוק | *T.g.depressus* - בכחול

Phylogeography and population structure of tropical reef animals

David Carlon



The spatial distribution of genetic and phenotypic variation within species plays a key role in the potential for evolutionary change. A parallel question is now being asked by resource managers, who need to know the number of independent populations (and potential management units) that are contained in species with large geographic ranges. Understanding spatial patterns of genetic and phenotypic variation is crucial for developing fisheries management tools such as MPAs to protect the large fishing economies and biodiversity benefits provided by coral reefs. My labs work in this area has been funded by the [Hawaii Seagrant College] and the [Hawaii Coral Reef Initiative]. For a recent summary of this research, see my HCRI presentation on YouTube. We are analyzing patterns of genetic structure in heavily fished reef organisms that have biogeographic distributions across the Pacific and Indian Oceans. One species is the “collector urchin” ***Tripneustes gratilla***. Adults are found on a variety of benthic habitats including coral reefs, rocky substrata, and seagrass beds, while planktonic larvae require 1-2 months to complete development. A previous study by **Harilaos “Haris” Lessios** and colleagues found that common mtDNA haplotypes are distributed from the eastern shores of Panana to the Indian Ocean, and no unique mtDNA variation that separated *T. gratilla* in the Central Pacific from the subspecies *T.gratilla depressus* in the Eastern Pacific. **There is one more subspecies relevant to our questions: a unique phenotype called *T. gratilla elatensis* lives in the Red Sea and was described by Jacob Dafni**. I have been collaborating with Haris and Jacob by applying new microsatellite markers developed in my lab [Carlon and Lippe 2007] to larger samples sizes that include both subspecies, as well as more intensive sampling in the Central Pacific. We find strong population subdivision associated with subspecies. The STRUCTURE plot above provides a visual representation of the strong linkage disequilibrium between the two subspecies and a broadly distributed population of *T. gratilla*. This result is particularly exciting in light of a peripatric model of speciation as advocated by Ernst Mayr, where population differentiation occurs at the margin of an ancestral species range, driven by either isolation, natural selection, or both

לצפייה ביוטיוב בהרצאתו: http://www.youtube.com/watch?v=XWAZAq3JUcg

מקורות - ספרים ומאמרים

<u>א. מאמרים בעברית שנכתבו בנושא זה על ידי המחבר</u>.

דפני, י. 1981 - מדוע התעוות השלד של קיפוד-הים ? ***"סלעית"*** י' חוב' ג': עמ' 20-21.

דפני, י. 1981 - על זיהום ועל קיפודי-ים מעוותים במפרץ אילת. ***"טבע וארץ"*** כ"ג חוב' ה': עמ' 224-247.

דפני, י. 1982 - מחקרים בביולוגיה של קיפוד-הים קצר הקוצים במפרץ אילת. ***מחקרי דרום סיני 1967-1982***. עמ' 138-143.

דפני, י. 1984 - ***הגדילה והשקעת הסידן בשלד קיפוד-הים קטיפן קצר קוצים (Tripneustes gratilla elatensis)***. חיבור לקבלת תואר דוקטור. האוניברסיטה העברית. עברית עם תקציר באנגלית. 117 עמ'.

<u>ב. מקורות אחרים המצוטטים כאן</u>

Alender, C.B., G.A. Feigen & J.T. Tomita, 1965. Isolation and characterization of the sea urchin toxin. ***Toxicon*** *3*:9-17

Amemiya, S. & T. Tsuchia, 1979. Development of the echinothuriid sea urchin. ***Mar. Bio***l. *52*:93-96.

Baron, C. 1990. What functional morphology cannot explain, a model of sea urchin growth and a discussion of the role of morphogenetic explanations in evolutionary biology. In, E.C. Dudley (eds.) ***Fourth Congress of Systematic and Evolutionary Biology***, College Park, USA, Dioscorides Press, Portland, Oregon.

Bonner, J.T. (ed.) 1961. ***On Growth and Form*** (abridged edition). Cambridge Univ. Press.

Chadwick, H.C., 1924. On some abnormal and imperfectly developed specimens of the sea-urchin ***Echinus esculentus***. ***Proc. Zool. Soc. Lond.*** *94*:163-172.

Clark, A.M. 1962. ***Starfishes and their relations***. British Museum (Natural History), London.

Dafni, J. 1980. Abnormal growth patterns in the sea urchin ***Tripneustes* cf. *gratilla*** (L.) under pollution (Echinodermata: Echinoidea). ***J. Exp. Mar. Biol. Ecol.***, *47*:259-279.

Dafni, J. 1982. Skeletal deformations in the sea urchin ***Tripneustes gratilla*** (L.) under pollution conditions in the Gulf of Eilat, Red Sea. In: ***Proc. 4th Int. Echinoderm Conf***. (Ed. J.M. Lawrence), A.A. Balkema, Rotterdam. *1*:69.

Dafni, J. 1983a. A new sub-species of ***Tripneustes gratilla*** (L.) from the northern Red Sea (Echinodermata: Echinoidea: Toxopneustidae). ***Isr. J. Zool.*** *32*:1-12.

Dafni, J. 1983b. Aboral depressions in the tests of the sea urchin ***Tripneustes cf. gratilla*** (L.) in the Gulf of Eilat, Red Sea***. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,*** *67*:1-15.

Dafni, J. 1985. Effect of mechanical stress on the calcification pattern in regular echinoids. In: ***Proc. 5th Int. Echinoderm Conf***. (Eds. B.E. Keegan and B.D.S. O'Connor), A.A. Balkema, Rotterdam. *1*:233-236.

Dafni, J. 1986a. A biomechanical model for the morphogenesis of echinoid tests. ***Palaeobiology*** *12*:143-160.

Dafni, J. 1986b. ***Echinoid Skeletons as Pneu Structures.*** Konzepte SFB 230, Universität Tübingen und Stuttgart. Stuttgart *13*:9-96.

Dafni, J. 1988. A biomechanical approach to the ontogeny and phylogeny of echinoids. In: C.R.C. Paul & A.B. Smith (Eds.) ***Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*** . Oxford University Press, Oxford. pp.175-188.

Dafni, J. 1992. Growth rate of the sea urchin ***Tripneustes gratilla elatensis. Isr. J. Zool.,*** *38*:25-33

Dafni, J. 2010 Pollution induced mass-deformities in ***Tripneustes:*** Bio-mechanical aspects. In: ***Proc. 12th Int. Echinoderm Conf***. Durham, New Hampshire, USA, 7-11 August 2006 (L.G. Harris, S.A. Bottger, C.W. Walker & M.P. Lesser Eds.). C.R.C. Balkema, Rotterdam. pp.601-607.

Dafni, J. & J. Erez, 1982. Differential growth in ***Tripneustes gratilla*** (Echinoidea). In: ***Proc. 4th Int. Echinoderm Conf.*** (Ed. J.M. Lawrence), A.A. Balkema, Rotterdam. *1*:71-75.

Dafni, J. & J. Erez, 1987a. Skeletal calcification patterns in the sea urchin ***Tripneustes gratilla elatensis:*** I. Basic patterns. ***Mar. Biol***. *95*:275-287.

Dafni, J. & J. Erez, 1987b. Skeletal calcification patterns in the sea urchin ***Tripneustes gratilla elatensis:*** II. Effect of various treatments. ***Mar. Biol***. *95*:289-297.

Dafni, J. & R. Tobol, 1986-87. Population structure patterns of a common Red Sea echinoid (***Tripneustes gratilla elatensis***). ***Isr. J. Zool***. *34*:191-204.

Dollfus, R-P & J. Roman, 1981 ***Les Echinides de la Mer Rouge***: Bibliotheque National, Paris.
Durham, J.W., Fell, H.B., Fisher, A.G., Kier, P.M., Melvill, R.V. Pawson, D.L. and C.D. Wagner (1966) Echinoids, In: ***Treatise in Invertebrate Palaeontology, Part U, Echinodermata*** 3 (Ed. R.C. Moore) pp. U212 onward. Geol. Soc. Am. and Univ. of Kansas Press, Lawrence, Kansas.
Ebert, T.A. 1967. Negative growth and longevity in the purple sea urchin ***Strongylocentrotus purpuratus*** (Stimpson). ***Science*** *157*:557-558.
Ebert, T.A. 1968. Growth rates of the sea urchin ***Strongylocentrotus purpuratus*** related to food availability and spine abrasion. ***Ecology*** *49*:1075-1091.
Ebert, T.A. 1980. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. ***Bull. Mar. Sci***. *3*0:461-474
Ebert, T.A. 2008. Longevity and lack of senescence in the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. ***Experimental Gerontology***. 43:734-738
Ellers. O., M. Telford. 1992. Causes and consequences of fluctuating coelomic pressures in sea urchins. ***Biol. Bull***. 182: 424-434.
Ellers, O. 1993. A Mechanical model of Growth in Regular Sea Urchins: Predictions of Shape and a Developmental Morphospace. ***Proc. R. Soc. Lond.B***. 254:123-129
Ellers. O., Johnson, A.S., Moberg, P. 1998**.** Sutural strengthening of urchin skeletons by collagenous sutural ligaments. ***Biol. Bull.*** 195: 136-144.
Eylers, J.P. 1976.Aspects of skeletal mechanics of the starfish ***Asterias forbesi. J. Morph.*** *149*:353-368
Ferber, I. & J.M. Lawrence 1976. Distribution, substratum preference and burrowing behaviour of ***Lovenia elongata*** (Gray) (Echinoidea: Spatangoida) in the Gulf of Elat, Red Sea**. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** *22*:207-225.
Fishelson, L. 1974. Ecology of the Northern Red Sea crinoids and their epi- and endozoic fauna. ***Mar. Biol.*** *26*:183-192
Fricke, H.W. 1974. Möglicher Einfluss von Feinden auf das Verhalten von ***Diadema*** Seeigeln. ***Mar. Biol***. *27*:59-62.
Gordon, I. 1926. The development of the calcareous test of ***Echinocardium cordatum. Phil. Trans. B*** *215*:255-313.
Goreau, T.F. 1964. On the predation of coral by the spiny starfish ***Acanthaster planci*** (L.) in the southern Red Sea. ***Bull. Sea Fish. Res. Stn., Haifa*** *35*:23-26.
Hyman, L.H. 1955. ***The Invertebrates***, vol. IV. Echinodermata, the coelomate bilateria. McGraw Hill, New York.
Jensen, M. 1985. Functional morphology of test, lantern and tube feet ampullae system in flexible and rigid sea urchins (Echinoidea).In: **Proc. 5th Int. Echinoderm Conf.** (Eds. B.E. Keegan and B.D.S. O'Connor), A.A. Balkema, Rotterdam**.** *1*: **281-288**.
Johnson, A.S., Ellers O., Lemire, J., Minor, M., Leddy, H. 2002. Sutural loosening and skeletal flexibility during growth: determination of drop-like shapes in sea urchins. ***Proc. Roy. Soc. Lond.*** *269***:215-220**
Lawrence, J. M. 1976. Covering response in sea urchins**. *Nature* 262: 490-491**
Lessios H.A., J. Kane, and D.R. Robertson 2003. Phylogeography of the pantropical sea urchin ***Tripneustes***: contrasting patterns of population structure between oceans. ***Evolution*** 57**:2026-2036**
Magnus, D.B.E. 1964. Gezeitenstromung und Nahrungsfiltration bei Ophiuren und Crinoiden. ***Helgol. Wiss. Meeresunters.*** *10*:104-117.
Märkel, K. 1975. Wachstum der Coronarskeletes von ***Paracentrotus lividus*** Lmk. (Echinodermata, Echinoidea). ***Zoomorphologie,*** *82*:259-280.
Mebs D. 1984. A toxin from the sea urchin ***Tripneustes gratilla. Toxicon*** *22*:306-307.
Millott, N. & B.M. Manly, 1961. The iridiophores of the echinoid ***Diadema antillarum*. *Quart. J. microsc. Sci.*** *102*:181-194.
Moore, H.B. 1935. A comparative study of the biology of ***Echinus esculentus*** in different habitats. ***J. mar. biol. Ass. UK*** *20*:109-128.
Mortensen, T. 1944. ***Monograph of the Echinoidea***. III-2. C.A. Reitzel, Copenhagen.
Moss, M.L. & M. Meehan, 1967. Sutural connective tissues in the test of an echinoid, ***Arbacia punctulata. Acta Anatomica*** *66*:279-304
Motokawa, T. 1988. Catch connective tissue: A key character for echinoderms' success. In: ***Proc. 6th int. Echinoderm Conf.*** (ed. R. Burke) pp. 39-53.

Nichols, D. 1982. A biometrical study of the populations of the European sea urchin ***Echinus esculentus*** from four areas of the British Isles. ***Austral. Museum Mem.*** 16:147-163.
Okazaki, K. 1975. Spicule formation by isolated micromeres of the sea urchin embryo. ***Amer. Zoologist***. *15*:567-581.
Okazaki, K. & S. Inoue. 1976. Crystal property of the larval sea urchin spicule. ***Dev. Growth & Different.*** *18*:413-434.
Paine, V.L. 1926. Adhesion of tube feet in starfish. ***J. Exp. Zool.*** *45*:361-366.
Pearse, J.S. 1969a. Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. I. The echinoids ***Prionocidaris baculosa*** (Lamarck) and ***Lovenia elongata*** (Gray)**. *Bull. Mar. Sci.*** *19*:323-350.
Pearse, J.S. 1969b. Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. II. The echinoid ***Echinometra mathaeii*** (de Blainville). ***Bull. Mar. Sci.*** *19*:580-613.
Pearse, J.S. 1970. Reproductive peridiocities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. III. The echinoid ***Diadema setosum*** (Leske). ***Bull. Mar. Sci.*** *20*:697-720.
Pequignat, E. 1970. Biologie des ***Echinocardium cordatum*** (Pennant) de la Baie de Seine. Nouvelles recheches sur la digestion et l'absorption cutanees chez les echinides et les stellarides. ***Forma et Functio*** *2*:121-168.
Raup, D.M. 1968. Theoretical morphology of echinoid growth. ***Mem. Paleont. Soc.*** *2*:50-63.
Raup, D.M. & E.F. Swan 1967. Crystal orientation in the apical plates of abberant echinoids. ***Biol. Bull.*** *133*:618-629.
Rutman, J. & L. Fishelson 1984. Comparison of reproduction in the Red Sea feather-stars ***Lamprometra klunzingeri*** (Hart)**, *Hetercometra savignii*** (Moll) ***and Capillaster multiradiatus*** (L.). ***Proc. 5th Int. Echinoderm Conf.*** pp. 195-201.
Sarasin, P. & F. Sarasin. 1888. Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen. ***Ergeb. Naturwiss. Forsch. auf Ceylon*** 1884-1886, *1*:83-153.
Seilacher, A. 1979. Constructional morphology of sand dollars. ***Palaeobiology*** *5*:191-221.
Sharp, D.T. & I.E. Grey, 1962. Studies on factors affecting the local distribution of two sea urchins, ***Arbacia punctulata*** and ***Lytechinus variegatus. Ecology*** *43*:309-313.
Sloan, N.A. 1984. Echinoderm fisheries of the world: A review. ***Proc. 5th Int. Echinoderm Conf.*** (ed. Keegan & O'Connor) pp.109-124.
Smith, A. 1984. ***Echinoid Palaeobiology***. Georg Allen & Unwin.
Snyder, N & H. Snyder, H. (1970) Alarm response of ***Diadema antillarum. Science*** **168: 276-277**
Stevens, P.S.. 1974. ***Patterns in Nature***. Brown & Co. , USA..
Tahara, Y., M. Okada & N. Kobayashi 1958. Secondary sexual characters in Japanese sea-urchins. ***Publ. Seto. Mar. Biol. Lab***. *7*:165-172.
Takahashi, T. 1967. The catch apparatus of the sea urchin spines. ***J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*** IV *11*:109-130
Telford, M. 1981. A hydrodynamic interpretation of sand dollar morphology. ***Bull. Mar. Sci***. *31*:605-622
Telford, M. 1985. Domes, arches and urchins: The skeletal architecture of echinoids (Echinodermata). ***Zoomorphology*** *105*:114-124.
Thompson, D.W. 1917 ***On Growth and Form.*** Cambridge Univ. Press, Cambridge.
Ullrich-Lütera, E.M., Dupont, S., Arboleda, E, Hausen, H and Arnone, A-I, 2011. Unique system of photoreceptors in sea urchin tube feet. **PNAS** 108/20: 8367-8372
Uppsala Universitet (no date): Echinodermata – course paper
http://www.palaeontology.geo.uu.se/Kurser/Livets/echinodermata.pdf
Wilkie, I.C. 1984. Variable tensility in Echinoderm collagenous tissues: A review. ***Mar. Behav. Physiol***. *11*:1-34
Wilkie, I.C. 1992. Variable tensility of the oral arm plate ligaments of the brittle-star ***Ophiura ophiura*** (Echinodermata: Ophiuroidea). ***J. Zool. Lond.*** *228*:5-26
Ziegler, A et al..(no date) 3D visualization of sea urchin anatomy. In: **The Echinoid Directory**
http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-directory/models/